高等学校试用教材

古生物学教程

武汉地质学院　古生物教研室　编著

地质出版社

古生物学教程

武汉地质学院
古生物教研室 编著

*

地质部教育司教材室编辑
地质出版社出版
（北京西四）
地质印刷厂印刷
（北京安德路47号）
新华书店北京发行所发行·各地新华书店经售

*

开本：787×1092 1/16·印张：33 1/2·插页：2个·字数：802,000
1980年7月北京第一版·1980年7月北京第一次印刷
印数1—13,140册·定价4.60元
统一书号：15038·教89

前　言

本书是遵照1977年国家地质总局召开的“全国地质院校教材编写分工会议”的决定编写的。其内容的选择以区域地质及找矿专业对“普通古生物学”一课的教学要求为根据，考虑到教师备课的需要，内容稍多和稍深于教学的基本要求，适用于区域地质及找矿、石油天然气地质及勘探、煤田地质及勘探等地质类专业，并可供野外地质工作者参考。

为了加强基础理论和基本知识，本书较之过去出版的同类型教材，更加着重于古生物学基本理论的阐述及比较系统全面的分类介绍。

为了更好地联系实际，适应生产需要，本书除对我国常见的古生物类别论述较详外，还增加了关于牙形石、低等植物、竹节石、软舌螺、昆虫及遗迹化石等类别的新内容，它们都是过去研究不够，而近年来经生产实践证明，具有重要地质意义的类别，或者是古生物学研究的新方向。

为了贯彻“少而精”的原则，本书力求重点突出，论述简练，概念清楚，并尽量利用图表，更为形象地阐明问题。

本书由武汉地质学院地质系古生物教研室集体编写，杨遵仪、郝诒纯担任主编，全体编者分工如下：第一章、第四章及第六章—郝诒纯；第二章、第三章及第十六章—杨遵仪；第五章及第二十一章—杨式溥；第七章—曾学鲁；第八章及第九章—杨家隽；第十章—何心一、李志明；第十一章—王珍如；第十二章—聂泽同；第十三章—徐桂荣；第十四章—殷鸿福、杨逢清；第十五章—杨家隽、阮培华；第十七章—张诚立；第十八章—李凤麟；第十九章—杨关秀、茅绍智；第二十章—丁梅华。

初稿完成后，经过古生物教材审稿会议，承蒙各兄弟院校与会代表提出许多宝贵的、建设性意见；会后，组织有关同志进行修改补充，后又送请长春地质学院主审单位仔细审阅全文并提出很好修改意见，最后完成本书编写，谨向各兄弟院校表示衷心感谢！

全文经外审后，由何心一整理定稿。

由于我们的水平所限，加之在林彪、“四人帮”干扰期间，曾经长期被迫脱离业务实践，对国内外新资料、新成果的了解不够系统、全面，所以本书的缺点和错误一定不少，衷心希望读者予以批评、指正。

此外，承蒙洪友崇同志指导编写第十五章节肢动物门的昆虫部份，并提供有关资料；杜精南和翁发同志清抄部份文稿；宋姚生、王润斋和杨希娜同志绘制部份图件，在此一并致谢。

编　者

1979.12.16

目　录

第一篇　通　论

第一章　古生物学及其任务 …… 1
一、古生物学及其内容 …… 1
二、古生物学的研究对象 …… 1
三、古生物学的目的与任务 …… 2
第二章　化石保存及化石类型 …… 3
一、化石的保存条件 …… 3
二、化石的保存类型 …… 3
（一）实体化石 …… 3
（二）模铸化石 …… 5
（三）遗迹化石 …… 5
（四）化学化石 …… 7
第三章　生物界概论 …… 9
一、生物的主要类型及分类单位 …… 9
二、古生物的命名法则 …… 10
三、动物界机体的发展 …… 11
（一）组织、器官、胚层的基本概念 …… 11
（二）后生生物机体的发展 …… 12
第四章　生命起源与生物进化 …… 15
一、生命起源与物种形成 …… 15
（一）生命的起源 …… 15
（二）物种的形成 …… 16
二、生物进化的一些特点与规律 …… 20
（一）进步性发展 …… 20
（二）生物进化的不可逆性 …… 21
（三）适应与特化 …… 22
（四）相关律 …… 22
（五）适应辐射与适应趋同 …… 22
（六）个体发育与系统发生 …… 23
三、生物绝灭的原因 …… 24
第五章　生物与环境 …… 26
一、环境因素 …… 26
二、海洋环境分区和海洋生物生活方式 …… 28
（一）海洋环境分区 …… 28
（二）海洋生物的生活方式或生态类型 …… 29
三、大陆环境分区和陆生生物 …… 30
（一）大陆环境分区 …… 30

（二）陆生生物 ……31
四、生物的死亡、埋藏和形成化石的过程 ……31
（一）化石形成的过程 ……31
（二）原地埋藏和异地埋藏 ……32
五、古生态学及其地质学意义 ……35
第六章　古生物学资料的利用 ……37
一、古生物学资料在地质学中的应用 ……37
（一）地层系统和地质年代表的建立 ……37
（二）确定地层时代及划分和对比地层 ……38
（三）在研究古地理、古气候方面的意义 ……40
（四）在地球物理学和地球化学方面的应用 ……42
二、古生物学资料在生物学中的应用 ……43

第二篇　各　论

第七章　原生动物门（Protozoa） ……46
一、原生动物概述 ……46
（一）鞭毛虫纲（Mastigophora） ……46
（二）纤毛虫纲（Ciliata） ……47
（三）孢子虫纲（Sporozoa） ……48
（四）肉足虫纲（Sarcodina） ……48
1.放射虫目的一般特点 ……48
2.放射虫目的分类 ……48
二、有孔虫目（Foraminiferida） ……50
（一）有孔虫概述 ……50
（二）有孔虫壳的形状、构造及成分 ……52
（三）有孔虫目的分类 ……58
（四）各主要类别的化石代表 ……59
三、纺锤亚目（Fusulinida） ……69
（一）纺壳形态及构造 ……69
（二）纺亚目的分类 ……72
（三）纺各类别的化石代表 ……73
（四）纺的演化 ……77
（五）纺的地史分布及生物地层分带 ……79
四、有孔虫的地史分布 ……79
五、有孔虫的生态及其岩相古地理意义 ……80
第八章　海绵动物门（Porifera） ……83
一、一般特征 ……83
二、骨骼形态 ……84
三、分类及化石代表 ……85
（一）钙质海绵目（Calcacea） ……85
（二）三轴海绵目（Triaxonida） ……85

（三）异射海绵目（Heteractinellida）……86
（四）四轴海绵目（Tetraxonida）……86
（五）角针海绵目（Cornacuspongia）……86
（六）树角海绵目（Dendroceratida）……86
四、生态及地史分布……87

第九章　古杯动物门（Archaeocyatha）……89
一、一般特征及基本构造……89
二、分类及化石代表……90
（一）单壁古杯纲（Monocyathea）……91
（二）隔板古杯纲（Septoidea）……91
（三）曲板古杯纲（Taenioidea）……91
（四）管壁古杯纲（Aphrosalpingidea）……91
三、古杯动物生活方式及地史分布……92

第十章　腔肠动物门（Coelenterata）……93
一、腔肠动物概述……93
（一）腔肠动物的特征……93
（二）水螅型和水母型……93
（三）腔肠动物的分类……95
二、原始水母纲（Protomedusae）……95
（一）一般特征及本纲地史分布……95
（二）化石代表……95
三、钵水母纲（Scyphozoa）……96
（一）一般特征及分亚纲……96
（二）钵水母亚纲（Scyphomedusae）构造特点……97
（三）锥石亚纲（Conulata）一般特征及壳的结构……97
四、水螅纲（Hydrozoa）……98
（一）一般特征及分类……98
（二）层孔虫目（Stromatoporida）……99
（三）刺毛虫类（Chaetetida）……102
五、珊瑚纲（Anthrozoa）……103
（一）珊瑚纲一般特征及分类……103
（二）珊瑚骨骼构造及其形成……103
六、四射珊瑚亚纲（Tetracoralla）……104
（一）四射珊瑚的外形……104
（二）四射珊瑚骨骼微细构造……107
（三）四射珊瑚骨骼基本构造……108
（四）四射珊瑚构造类型及地史分布……113
（五）单体珊瑚生长阶段的划分……114
（六）四射珊瑚的分类……115
（七）四射珊瑚各目化石代表……115
（八）演化趋向及地质历程……127

七、异珊瑚类（Heterocorallid） …… 128
（一）一般特点及分类 …… 128
（二）化石代表 …… 129
八、六射珊瑚亚纲（Hexacoralla） …… 129
（一）概述及分类 …… 129
（二）石珊瑚类（Scleractinia）的外形 …… 129
（三）石珊瑚的基本构造 …… 130
（四）石珊瑚目化石代表 …… 133
九、横板珊瑚亚纲（Tabulata） …… 134
（一）概述 …… 134
（二）外形及出芽方式 …… 134
（三）骨骼的基本构造 …… 135
（四）横板珊瑚的分类 …… 136
十、日射珊瑚亚纲（Heliolitoidea） …… 140
（一）特点及骨骼基本构造 …… 140
（二）化石代表 …… 141
十一、珊瑚的生态 …… 141
第十一章　蠕虫动物（Vermes） …… 143
一、概述 …… 143
二、主要特征及演化意义 …… 143
三、分类及地质学意义 …… 145
（一）扁虫动物门（Platyhelminthes） …… 145
（二）纽虫动物门（Nemertinea） …… 145
（三）线虫动物门（Nemathelmithes） …… 145
（四）环节动物门（Annelida） …… 145
第十二章　苔藓动物门（Bryozoa） …… 149
一、苔藓动物概述 …… 149
二、苔藓虫的硬体构造 …… 150
三、分类及化石代表 …… 152
（一）护唇纲（Phylactolaemata） …… 152
（二）裸唇纲（Gymnolaemata） …… 153
四、苔藓动物的生态及化石保存特点 …… 157
五、苔藓动物的地史分布 …… 157
第十三章　腕足动物门（Brachiopoda） …… 159
一、概述 …… 159
二、壳的外形及定向 …… 159
三、软体结构的解剖 …… 159
四、硬体的基本构造 …… 164
（一）外部构造及装饰 …… 164
（二）壳的成分和结构 …… 166
（三）壳内构造 …… 167

五、分类及化石代表 …… 169
（一）无铰纲（Inarticulata） …… 170
（二）始铰纲（Eoarticulata） …… 172
（三）具铰纲（Articulata） …… 173
（四）腕铰纲（Brachiarticulata） …… 178
六、腕足动物地史分布及演化趋向 …… 185
七、生态 …… 187
第十四章　软体动物门（Mollusca） …… 189
一、一般特征及分纲 …… 189
二、单板纲（Monoplacophora） …… 190
三、双神经纲（Amphineura） …… 191
四、腹足纲（Gastropoda） …… 191
（一）一般特征 …… 191
（二）基本构造 …… 191
（三）分类 …… 194
（四）各类化石代表 …… 194
（五）演化、生态及地史分布 …… 198
五、掘足纲（Scaphopoda） …… 198
六、双壳纲（Bivalvia） …… 199
（一）一般特征 …… 199
（二）基本构造 …… 200
（三）双壳纲的分类 …… 205
（四）各目的化石代表 …… 206
（五）双壳纲的生态及其与演化分类的关系 …… 212
（六）双壳纲的地史分布 …… 213
七、头足纲（Cephalopoda） …… 214
（一）一般特征及分类 …… 214
（二）外壳亚纲（Ectocochlia） …… 215
1.鹦鹉螺超目（Nautiloidea）基本构造及化石代表 …… 215
2.杆石超目（Bactriloidea）特点及化石代表 …… 222
3.菊石超目（Ammnoidea）基本构造及化石代表 …… 223
（三）内壳亚纲（Endocochlia） …… 232
（四）头足纲的生态 …… 234
（五）头足纲的演化趋向 …… 235
（六）头足纲的地史分布 …… 239
八、竹节石纲（Tentaculita） …… 239
九、软舌螺纲（Hyolitha） …… 241
第十五章　节肢动物门（Arthropoda） …… 243
一、概述及分纲 …… 243
二、三叶虫纲（Trilobita） …… 246
（一）三叶虫的构造 …… 246

(二) 三叶虫的个体发育 …… 249
(三) 分类及化石代表 …… 250
1.球接子目 (Agnostida) …… 251
2.莱德利基虫目 (Redlichiida) …… 252
3.耸棒头虫目 (Corynexochida) …… 252
4.褶颊虫目 (Ptychopariida) …… 253
5.镜眼虫目 (Phacopida) …… 258
(四) 三叶虫的生活方式 …… 259
(五) 三叶虫的演化 …… 260
(六) 我国三叶虫的地史分布概况 …… 261
三、鳃足纲 (Branchiopoda) 的介甲目 (Conchostraca) …… 262
(一) 壳瓣特征 …… 263
(二) 分类及化石代表 …… 263
(三) 生态及地史分布 …… 265
四、介形虫纲 (Ostracoda) …… 266
(一) 一般特征 …… 266
(二) 壳的形状及构造 …… 268
(三) 介形虫化石壳的定向 …… 269
(四) 介形虫的分类及化石代表 …… 269
1.高肌介目 (Bradoricopida) …… 269
2.豆石介目 (Leperditicopida) …… 270
3.古足介目 (Palaeocopida) …… 271
4.速足介目 (Podocopida) …… 271
5.丽足介目 (Myodocopida) …… 275
五、昆虫纲 (Insecta) …… 276
(一) 昆虫的外部构造 …… 276
(二) 分类及化石代表 …… 277
(三) 昆虫纲的地史分布 …… 281
六、节肢动物的起源问题 …… 282
第十六章 棘皮动物门 (Echinodermata) …… 283
一、棘皮动物概述 …… 283
(一) 一般特征 …… 283
(二) 分类 …… 283
二、海林檎纲 (Cystoidea) …… 285
(一) 特征及壳体构造 …… 285
(二) 海林檎分类及化石代表 …… 286
三、海蕾纲 (Blastoidea) …… 286
(一) 基本构造 …… 286
(二) 分类及化石代表 …… 287
四、海百合纲 (Crinoidea) …… 288
(一) 海百合的硬体构造 …… 288
(二) 分类及化石代表 …… 290

(三) 零散茎环的分类 …… 292
(四) 海百合的演化及地史分布概况 …… 292
五、海胆纲 (Echinoidea) …… 293
(一) 胆壳的形状及构造 …… 293
(二) 海胆纲分类及化石代表 …… 294
六、海星纲 (Asterozoa) …… 295
七、蛇尾纲 (Ophiuroidea) …… 296
八、海参纲 (Holothuroidea) …… 297
九、棘皮动物在我国生物地层学上的意义 …… 298
第十七章 脊索动物门半索亚门——笔石纲 (Graptolithoidea) …… 299
一、脊索动物概述及分类 …… 299
二、笔石动物概述 …… 300
三、笔石的骨骼构造 …… 301
四、笔石的发育方式 …… 303
五、笔石的分类 …… 304
(一) 树形笔石目 (Dendroidea) 特点及化石代表 …… 304
(二) 正笔石目 (Graptoidea) 特点及化石代表 …… 305
1.无轴亚目 (Axonolipa) …… 305
2.隐轴亚目 (Axonocrypta) …… 308
3.有轴亚目 (Axonophora) …… 309
六、笔石动物的演化及演化阶段 …… 312
(一) 演化趋向 …… 312
(二) 演化阶段及其地层意义 …… 313
七、笔石动物的分类位置概述 …… 315
第十八章 脊椎动物亚门 (Vertebrata) …… 316
一、概述 …… 316
(一) 脊椎动物的特征 …… 316
(二) 器官相关定律与威廉斯登法则 …… 316
(三) 脊椎动物在动物分类系统中的地位及其地史分布 …… 317
(四) 脊椎动物的分类 …… 317
二、无颌纲 (Agnatha) …… 318
(一) 无颌纲的特点及圆口类 (Cyclostomata) …… 318
(二) 无颌纲的分类和化石保存特点 …… 319
三、盾皮纲 (Placodermi) 和棘鱼纲 (Acanthodii) …… 321
(一) 颌的出现 …… 321
(二) 奇鳍和偶鳍、尾鳍的类型 …… 321
(三) 盾皮纲的特点及分类 …… 323
(四) 盾皮纲的化石代表 …… 323
(五) 棘鱼纲 …… 325
四、软骨鱼纲 (Chondrichthyes) …… 326
(一) 软骨鱼纲的特点及化石保存类型 …… 326

（二）软骨鱼纲的分类及重要化石代表 …… 326
（三）软骨鱼类的分类位置 …… 328
五、硬骨鱼纲（Osteichthyes） …… 329
（一）硬骨鱼纲的特征 …… 329
（二）硬骨鱼纲的分类 …… 330
1.辐鳍鱼亚纲（Actinopterygii） …… 330
2.肉鳍鱼亚纲（Sarcopterygii） …… 330
（三）辐鳍鱼亚纲特征及化石代表 …… 330
（四）真骨鱼类的分类问题 …… 335
（五）肉鳍鱼亚纲特征及化石代表 …… 335
六、两栖纲（Amphibia） …… 337
（一）肺的产生及两栖生活的特点及适应 …… 337
（二）现代两栖类及两栖纲的分类 …… 338
（三）化石两栖类 …… 338
（四）四肢骨的结构和起源 …… 342
七、爬行纲（Reptilia） …… 344
（一）羊膜卵的产生及爬行类的起源 …… 344
（二）爬行动物的分目及化石保存特点 …… 344
（三）爬行类化石代表 …… 346
1.无孔亚纲（Anapsida） …… 346
2.下孔亚纲（Synapsida） …… 347
3.调孔亚纲（Euryapsida） …… 348
4.鱼龙类（Ichthyosauria） …… 350
5.双孔亚纲（Diapsida） …… 351
八、鸟纲（Aves） …… 359
（一）鸟类的特点及其对飞行的适应 …… 359
（二）侏罗纪的始祖鸟 …… 359
（三）白垩纪的鸟 …… 359
（四）新生代的鸟 …… 360
九、哺乳纲（Mammalia） …… 361
（一）哺乳纲的特点及其与爬行纲的比较 …… 361
（二）哺乳动物的起源与分类 …… 361
（三）哺乳动物的牙齿 …… 362
（四）原始哺乳动物 …… 364
（五）有胎盘类哺乳动物的分目及相互关系 …… 365
（六）有胎盘类的化石代表 …… 368
（七）哺乳动物的演化及地史分布 …… 388
第十九章　古植物及孢子花粉分析 …… 389
一、概述 …… 389
（一）植物的形态和结构 …… 389
（二）古植物的分类 …… 395
（三）分类系统 …… 396

二、低等植物 …… 398
（一）简介 …… 398
（二）分类 …… 398
三、蓝藻门（Cyanophyta） …… 399
（一）藻体结构和特征 …… 399
（二）化石代表 …… 400
四、硅藻门（Bacillariophyta） …… 400
（一）一般特征 …… 400
（二）分类及化石代表 …… 401
五、甲藻门（Pyrroptata） …… 403
（一）一般特征 …… 403
（二）分类及多甲藻目甲的结构 …… 404
（三）化石沟鞭藻 …… 404
（四）疑源类（Acritachs） …… 408
六、绿藻门（Chlorophyta） …… 409
（一）概述 …… 409
（二）重要类别介绍 …… 409
七、轮藻门（Charophyta） …… 412
（一）一般特征 …… 412
（二）藏卵器的基本构造 …… 413
（三）分类及化石代表 …… 413
八、红藻门（Rhodophyta） …… 415
（一）概述 …… 415
（二）藻体形态 …… 415
（三）分类及重要科的介绍 …… 416
九、叠层石（Stomatolites） …… 419
（一）概述 …… 419
（二）分类及化石代表 …… 420
十、苔藓植物门（Bryophyta） …… 422
十一、蕨类植物门（Pteridophyta） …… 423
（一）裸蕨纲（Psilophytopsida） …… 424
（二）石松纲（Lycopsida） …… 427
（三）节蕨纲（Articulatae） …… 432
（四）真蕨纲（Filicopsida） …… 439
十二、裸子植物门（Gymnospermae） …… 453
（一）一般特征 …… 453
（二）种子蕨纲（Pteridopermopsida） …… 454
（三）苏铁纲（Cycadopsida） …… 462
（四）科达纲（Cordaitopsida） …… 466
（五）银杏纲（Ginkgopsida） …… 468
（六）松柏纲（Coniferae） …… 470
（七）分类位置不明的植物——开通目（Caytoniales） …… 474

十三、被子植物门（Angiospermae） …… 475
（一）特征 …… 475
（二）分类 …… 475
（三）双子叶纲（Dicotyledoneae） …… 476
（四）单子叶纲（Monocotyledoneae） …… 478
（五）被子植物的出现和发展 …… 479
十四、植物界演化的主要阶段 …… 479
（一）菌藻植物阶段 …… 480
（二）裸蕨植物阶段 …… 480
（三）蕨类、原始裸子植物阶段 …… 480
（四）裸子植物阶段 …… 481
（五）被子植物阶段 …… 481
十五、孢子花粉分析 …… 489
（一）孢粉分析的研究对象和内容 …… 489
（二）孢粉分析的野外采样 …… 492
（三）孢粉样品的室内分析及处理 …… 493
（四）孢粉分析的成果解释 …… 493
（五）附：五个现代植物孢粉和五个化石孢粉的简单描述 …… 496
第二十章　分类位置未定的化石——牙形石（Conodonts） …… 499
一、牙形石概述 …… 499
二、牙形石的形态构造 …… 499
三、牙形石群集 …… 503
四、牙形石的生物分类位置 …… 504
五、牙形石化石代表 …… 505
（一）单锥型 …… 505
（二）复合型 …… 506
第二十一章　遗迹化石（Ichnofossils） …… 509
一、遗迹化石的定义及研究范围 …… 509
二、遗迹化石的分类和命名 …… 509
（一）栖息痕 …… 509
（二）爬行痕 …… 510
（三）表层啮痕 …… 510
（四）觅食构造 …… 510
（五）居住构造 …… 510
三、遗迹化石举例 …… 512
（一）运动中形成的遗迹 …… 512
（二）居住或觅食形成的遗迹构造 …… 512
（三）捕食遗迹 …… 513
（四）生殖作用的遗迹化石 …… 513
四、遗迹化石的保存特点 …… 514
五、遗迹化石研究的地质学意义 …… 515
附：主要参考书目 …… 519

第一篇 通 论

第一章 古生物学及其任务

一、古生物学及其内容

古生物学（Palaeontology）或（Palaeontologia）❶是研究地史时期的生物界及其发展的科学，其研究范围不仅限于各地质时期的古生物本身，并且包括各时期地层中所保存的一切与生物活动有关的资料。

古生物学和研究当代生物的今生物学（即生物学——Biologia）一样，可分为研究古代动物的古动物学（Palaeozoologia）和研究古代植物的古植物学（Palaeobotanica）。古动物学又分为古无脊椎动物学和古脊椎动物学。因此古生物学可以说是地史时期的生物学，并可视为广义生物学的一部分，其分科及与现代生物学的关系如下：

广义的生物学
- 今生物学
  - 动物学
    - 无脊椎动物学
    - 脊椎动物学
  - 植物学
- 古生物学
  - 古动物学
    - 古无脊椎动物学
    - 古脊椎动物学
  - 古植物学

本世纪以来，随着地质事业的发展，由于勘查矿产资源的需要，特别是由于寻找及开发煤、石油、钾盐等沉积矿产的需要，利用钻探技术，对地下地质的研究日益发展，得自钻井岩心的微小古生物，在查明矿产时代，划分和对比含矿地层及研究矿产成因、成矿环境与分布规律等方面，都起着重要作用，因而在古生物学中发展了“微体古生物学”（Micropalaeontologia）这个新的分支。其研究对象包括某些个体微小的古生物类别，如有孔虫、放射虫、丁丁虫、层孔虫、苔藓虫、介形虫及硅藻等，以及某些古生物类别的微小器官，例如牙形石、轮藻和孢子花粉等。由于它们形体微小，肉眼难以分辨，标本需经特殊方法处理，在显微镜下鉴定研究。孢子花粉由于其研究方法与其它微体古生物不同，并且在划分对比非海相地层和研究古气候、古地理和古植被等方面具有特殊意义，近年来已发展成为微体古生物学的一个独立的分支，“孢子花粉学”（Palynologia）。

二、古生物学的研究对象

古生物学研究地史时期的生物，其具体对象是发现于各时代地层中的化石。化石是指

---

❶ Palaeontologia 是源自拉丁文拼写法，而 Palaeontology 则是英文拼写法。近十多年来 Palaeobiology（古生物学）一词普遍应用，其含义有的解释属于 Palaeontology 的一分支；另外有人认为其含义比 Palaeontology 要广，从现代生物学角度研究古代生物的各个方面。

保存在岩层中各个地史时期的生物遗体和遗迹。严格地说，化石必须反映一定的生物特征，如某种形状、大小、结构或纹饰等，足以说明自然界中生物存在的情况，因此在地层中的一般的矿质结核以及硬锰矿的树枝状结晶（树枝石）等无机产物不能视为化石；同时化石还必须是保存在岩层中地史时期的生物遗体和遗迹，而埋藏在现代沉积物中的生物遗体就不能称作化石。这些古生物的遗体和遗迹被当时的沉积物埋藏起来，经历了漫长的地质年代，随着沉积物固结变硬，成为岩石，它们也经受了各种变化而保存下来，成为化石。因而，可以通过对化石的研究，了解各地质时代的古生物面貌和解释与古生物有关的各类问题。但必须指出，不是所有的古生物都能留下化石的。因为被保存成为化石要求一定的条件，不具备保存条件的生物就没有留下化石，即使具备保存条件，已经埋藏在沉积物中的古生物遗体和遗迹，在成岩过程中还会遭到种种破坏，不能全部成为化石。因此，各时代地层中所保存的化石只能代表地质历史上生存过的全体生物的一小部分。化石在地层中写下的关于古生物的记录是很不完整的，在古生物学中称此现象为“化石记录的不完备性”。

三、古生物学的目的与任务

研究古生物学的目的在于阐明各类古生物的形态和构造特征，生活习性和生活方式，地史分布和地理分布，在此基础上总结其发展进化规律，对它们进行合理的分类。此外还要结合保存化石的岩层的特征，研究古生物的生活环境或埋藏环境，从而推断各地质时期的古地理和古气候。

古生物学担负着为生物学和地质学服务的双重任务。

生物学为了探索生命的起源，阐明生物界发展的历史和充实、提高生物进化的理论都需要古生物学的研究为它提供实际资料和论据。

地质学为了阐明地壳发展的历史，首先必须了解古生物的发展史，这不仅因为古生物史乃是地质历史的一个组成部分，还因为研究沉积发育史和构造运动史也都需要古生物学的资料。在地质测量和找矿勘探工作中，为了查明地层顺序，建立地层剖面，进行地层划分和对比，从而确定地层时代和矿产层位，都要依靠古生物学对地层中的化石进行鉴定和研究；为了推断古沉积环境，探寻沉积矿产的成因及其分布规律也需要利用古生物学，根据化石来研究古地理和古气候。因此古生物学的研究对于地质学的理论研究和生产实践，都具有重要意义。故而，为了适应加速我国社会主义经济建设，提早实现四个现代化的需要，我们不仅要加强对已知古生物门类的研究，还必须积极改进研究方法，引进先进技术发现更多的新的古生物门类。与此同时，尚须大力发展与古生物学相关的“边缘学科”，如分子古生物学，古生物化学和古生物晶体光学等，以期通过多学科的综合研究，能够发现形式不同于化石的其它类型的古生物记录，进一步揭示生物界自然发展的规律，为古生物学的研究开辟新途径。

最后必须指出，古生物学和生物学以及古生物学和地质学的关系是相互依赖的。研究古生物需要与现代生物进行类比，所以古生物学必须借助于生物学的知识与方法。古生物学又是随着地质学的发展而发展起来的，地质学在其研究和生产实践中发现和积累着大量的化石和其它关于古生物的资料，同时从事古生物学的研究也必须借助于其它地质学科的研究成果。在这里我们只强调古生物学对于发展生物学和地质学所起的作用。

第二章　化石保存及化石类型

一、化石的保存条件

地史上的生物（古生物）之所以能够保存成为化石，有生物本身和地质环境双方面的条件。首先，生物本身必须具有一定的硬体，如无脊椎动物中各种贝壳、脊椎动物的骨骼等，因为主要是由矿物质组成的硬体，同皮层、内脏、肌肉等软体部分比较起来，不易遭受氧化或其它腐蚀作用，以至消失，从而具有较大的保存成为化石的可能性。反之，不具硬体的生物仅仅具有主要由细胞组成的软体，容易遭受氧化和腐蚀，较之硬体，它们保存成为化石的可能性就小得多了。第二个条件是生物死后要有把它迅速埋藏起来的地质环境，例如在海洋、湖泊等水体里，沉积作用迅速进行的地方，生物保存为化石的机会就多。即使具有硬体的生物，如果死后长期暴露在地表，就会被风化等自然营力破坏或者被其它动物吞食。如果原来生物的尸体长期留在水底面不为泥沙所掩埋，同样也会被水动力破坏或其它动物吞食，失去保存成为化石的可能性。第三个条件是时间因素，即生物遗体必须经过较长时间（在或长或短的一般地史时间内）的埋藏，以便随着沉积物固结成岩；生物遗体也经历各种石化作用（下面分别讨论），变得坚如石头，这才得以保存成为化石。

既然化石保存需要种种条件，各时代的古生物中就只能有一小部分由于条件适宜而成为化石。此外，现存的古生物资料又只能代表岩层中所保存的化石的一部分；因之，根据化石资料研究古生物界的面貌及其发展规律时，必须考虑到古生物资料（化石记录）的不完备性，否则就会做出片面的，不正确的结论。

二、化石的保存类型

地层中的化石，从其保存特点看，可大致分为四类：实体化石、模铸化石、遗迹化石和化学化石。

（一）实体化石

指古生物遗体本身几乎全部或部分保存下来的化石。原来的生物在特别适宜的情况下，避开了空气的氧化和细菌的腐蚀，其硬体与软体可以比较完整地保存而无显著的变化。例如在第四纪冰期西伯利亚冻土层里于1901年发现25000年以前的猛犸象(图2—1)，不仅其骨骼完整，连皮、毛、血肉，甚至胃中食物都保存完好。近年来在我国东北松花江地区也发现猛犸象化石（图2—2)。

最完整的披毛犀化石，曾发现于波兰的斯大卢尼（图2—3)，该地区在一万多年前可能是一个沥青湖，披毛犀不慎掉进这个沥青湖中被掩埋下来。披皮犀和猛犸象一样，同样居住在冻土苔原地带，在西伯利亚冻土层中也曾发现这类化石。

此外，在我国抚顺煤田下第三系抚顺群（始新世至渐新世）中，尤其在主煤层含大量琥珀（即化石松香），其中常保存完美的昆虫（蚊、蜂、蜘蛛等）（图 2—4）。当然，像上述那样未经显著地石化或轻微变化的遗体，在化石记录中为数不多。

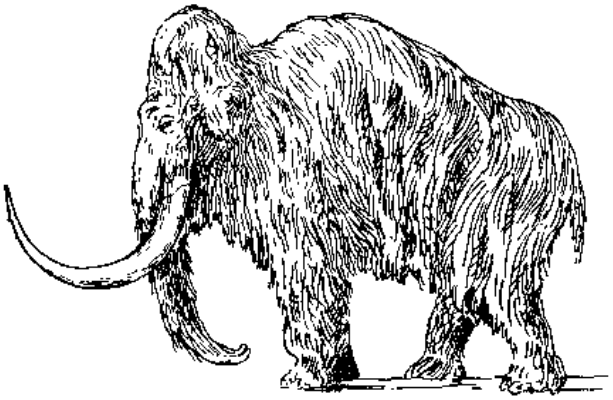


图 2—1　猛犸象Q
苏联西伯利亚

图 2—2　一万年前我国松花江边的猛犸象
（缩小复原图）

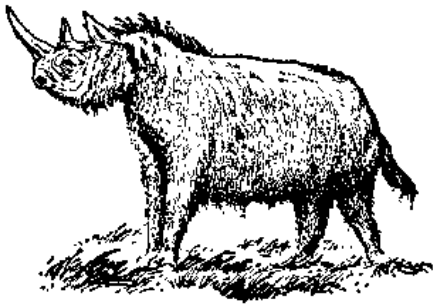


图 2—3　披毛犀化石
（缩小复原图）

图 2—4　琥珀中的昆虫化石
×20

绝大多数的生物仅能保存硬体部分，就是这一部分也经历了不同程度的石化作用，才变成化石。石化作用有下列几种：

矿质填充作用　无脊椎动物的硬体结构间或多或少留有空隙——如有孔虫壳的房室、珊瑚隔壁间隔、海绵的沟系，一些贝壳内层疏松多孔等，当硬体掩埋日久，其孔隙往往被地下水挟带着的矿物质主要是碳酸钙（$CaCO_3$）所填充，终于变成较为致密、坚实的实体化石。新生代脊椎动物的骨骼，尤其是肢骨，因其髓质消失而留下中空部分，同样易受矿物质填充而变得比较致密并增加重量。这些都说明矿质填充的作用。

交替作用　在埋藏情况下原来生物硬体的组成物质被分解，而由外来矿物质补充代替。如生物遗体为泥砂掩埋之后，经地下水的溶解作用，原来可溶物质溶解，而把携带的矿质沉淀于所溶解的孔洞中，也即发生物质交替现象。如果溶解和交替速度相等，且以分子相交换，即可保存原来硬体的微细结构。例如华北二叠纪硅化木，其原来的木质纤维均被硅质所代替，但微细结构如年轮及细胞轮廓都清晰可见。如交替速度小于溶解速度，生物硬体的细微构造每被破坏，仅保留原物的形态。常见交替物质有二氧化硅（称硅化）、

方解石（称方解石化）、白云石（称白云石化）、黄铁矿（称黄铁矿化）等等。

升溜作用　生物遗体被埋藏后，不稳定成分经受分解，可挥发物质往往首先挥发消失，仅留下炭质薄膜而保存下来。这就说明升溜作用也是石化作用的一种。这一类化石可举笔石为例，笔石的骨骼属几丁质成分（$C_{15}H_{26}N_2O_{10}$），埋藏后，经升溜作用，H、N、O挥发逸去，仅留下炭质薄膜。又如植物的叶子，其成分主要为碳水化合物，经过升溜作用，也仅有炭质保存下来，成为化石。

（二）模铸化石

按化石各种类型的数量来说，模铸化石仅次于实体化石。所谓模铸化石就是生物遗体在底层或围岩中留下的印模和复铸物。从化石与其围岩的关系来看，可把它们分为若干类型。一类是印痕，即生物遗体陷落在底层所留下的印迹。遗体往往遭受破坏，但这种印迹却反映该生物体的主要特征。不具硬壳的生物，在特定的地质条件下，也可保存其软体印痕，如腔肠动物的水母印痕，蠕虫动物印痕，最常见的是植物叶子的印痕。

第二类是印模化石，包括外模和内模两种。外模是遗体坚硬部分（如贝壳）的外表印在围岩上的痕迹，它能够反映原来生物外表形态及构造；内模指壳体的内面轮廓构造印在围岩上的痕迹，能够反映生物硬体的内部形态及构造特征。例如贝壳埋于砂岩中，其内部空腔也被泥砂充填，当泥砂固结成岩而地下水把壳溶解之后，在围岩与壳外表的接触面上留下贝壳的外模，在围岩与壳的内表面的接触面上留下内模（图 2—5）。

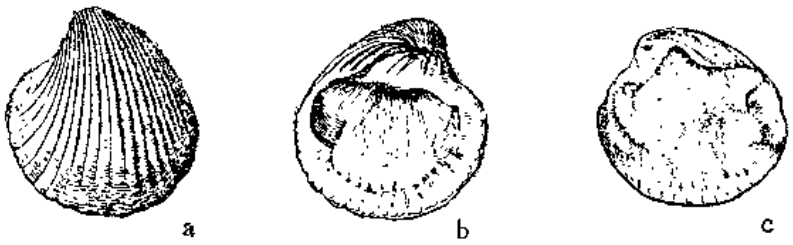


图 2—5　双壳类的外壳及其内模

a—外壳，b—壳内视，c—内模

第三类叫做核，上例中贝壳内的泥砂充填物称为内核（图 2—6）。它的表面就是内模，内核的形状大小和壳内空间的形状大小相等，是反映壳内面构造的实体。如果壳内没有泥沙填充，当贝壳溶解后，就留下一个与壳同形等大的空间，此空间如再经充填，就形成与原壳外形一致、大小相等而成分均一的实体，即称外核。外核表面的形状和原壳表面一样，是由外模反印出来的，它的内部则是实心的，并不反映壳的内部特点（图 2—6）。

第四类是铸型。当贝壳埋在沉积物中，已经形成外模及内核后，壳质全被溶解，而又被另一种矿质填入，象工艺铸成的一样，使填入物保存贝壳的原形及大小，这样就形成铸型。它的表面与原来贝壳的外饰一样，它们内部还包有一个内核，但壳本身的细微构造没有保存（图 2—6）。

总的来说，外模和内模所表现的纹饰凹凸情况与原物正好相反。外核与铸型在外部形态上和原物完全一致，但原物的内部构造被破坏消失，其物质成分与原物也不同。至于外核和铸型的区别在于前者内部没有内核，而后者内部还含有内核。

（三）遗迹化石

指的是保留在岩层中的古生物生活活动的痕迹和遗物。大多数遗迹化石没有和真正实

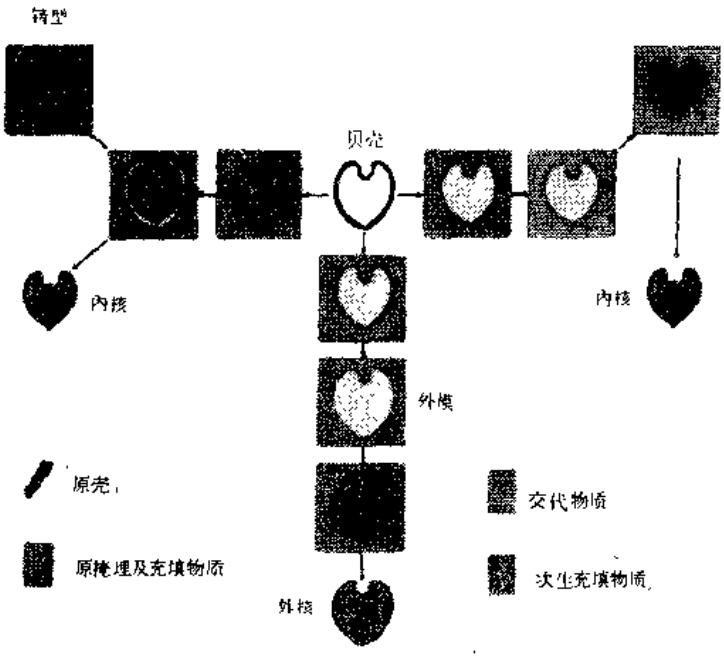


图 2—6 外模、内模、内核、外核及铸型的形成过程
（箭头表示各种可能的石化过程）

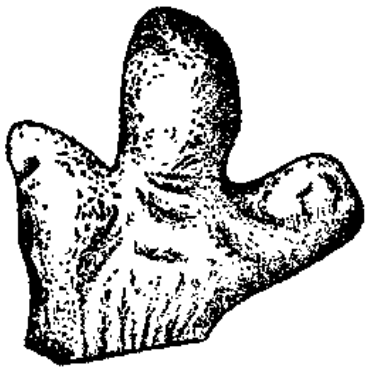


图 2—7 禽龙足印
×1/8

体化石同时存在，所以两者的关系很难确定。然而遗迹化石可以充分说明过去某些生物的存在，丰富了古生物记录的内容，在生产实践中具有一定的意义。

遗迹化石中最重要的是足迹，可以据此推断该动物当时生活的情况。从足迹的大小，深浅，和排列情况，可以推测该动物身体轻重，行走时是慢步，疾驰或跳跃。足迹上是爪还是蹄；由此可推知该动物食肉还是食草。

我国过去也发现不少足迹化石，如陕西神木东山崖侏罗系的禽龙足迹（图 2—7），保存很好，也是最大的一种足迹化石。

无脊椎动物中最常见的遗迹化石是蠕形动物的爬迹，钻孔生活遗留下的管穴或U形潜穴（图 2—8）以及蠕虫的觅食遗迹等（图 2—9，a—b）。

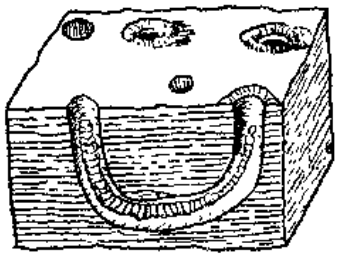


图 2—8 U形潜穴
（蠕虫仍留穴中）

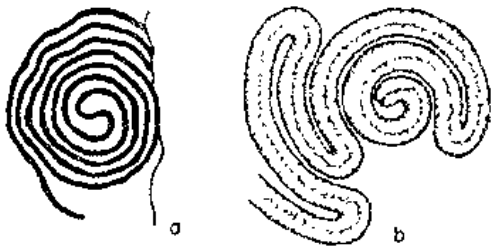


图 2—9 蠕虫觅食旋迴遗迹
（b 图为 a 图的部分放大）

此外，节肢动物的爬痕，掘穴，钻孔以及生活在滨海地带的舌形贝所构成的潜穴，均可形成遗迹化石（图 2—10）。

关于遗迹化石的详细分类、研究方法及其实际应用详见“遗迹化石”一章。

属于遗物化石方面，往往指动物的排泄物或卵（蛋化石）；各种动物的粪团，粪粒均

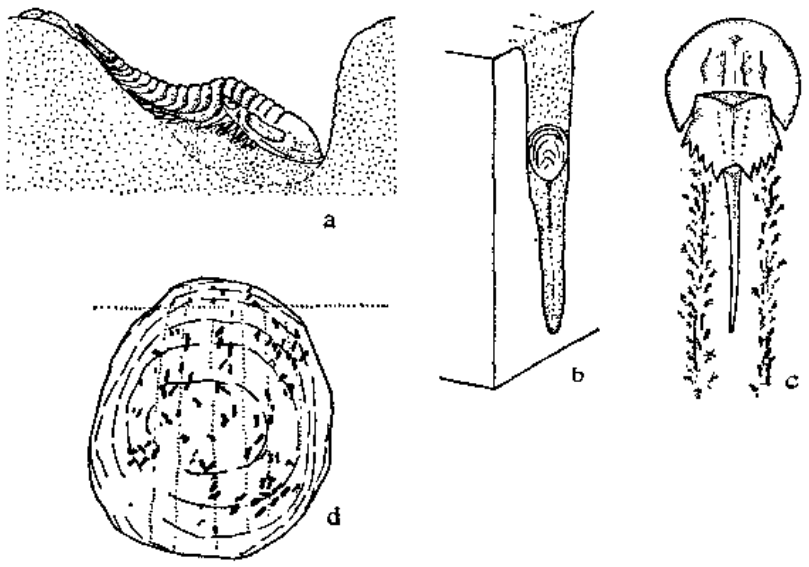


图 2—10　几种遗迹化石

a—寒武纪三叶虫掘穴（Cruziana）复原图；b—舌形贝（*Lingula*）石化潜穴；c—鲨的移迹，产自德国侏罗纪佐尔恩霍芬灰岩；d—石炭纪长身贝壳面显示藤壶（属于节肢动物甲壳纲）钻孔

图 2—11　鱼粪化石

约×8/10（贵州桐梓）

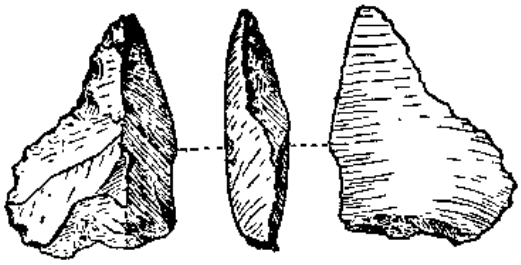


图 2—12　北京周口店山顶洞人的石器

可形成粪化石。鱼粪化石（属粪团中的一种）比较常见，如贵州桐梓青杠哨白垩纪地层中找到的鱼粪化石（图 2—11）。

鉴定粪化石可以根据形态、大小、物质成分，如螺旋状的粪化石就可能是具有螺旋瓣肠道的鱼类排泄物。

此外，爬行类和鸟类的蛋化石也比较常见。我国白垩纪地层中恐龙蛋是世界闻名，过去在山东莱阳地区以及近年来在广东南雄均发现成窝垒叠起来的恐龙蛋化石（见 21 章图21—10）。另外，我国黄土高原第四纪的土质地层里也常发现完整的驼鸟蛋化石。

自从人类出现以后，古代人类的劳动工具、文化遗物等也属于化石，但须指出这是指旧石器时代的遗物；而新石器时代的遗物，一般属于文物考古的范畴。例如中国猿人使用过的石器，山顶洞人使用过石器和骨器等（图2—12）。

（四）化学化石

古代生物的遗体有的虽被破坏，未保存下来，但组成生物的有机成分经分解后形成的

各种有机物如氨基酸、脂肪酸等仍可保留在岩层中，这种视之无形，但它具有一定的化学分子结构足以证明过去生物存在，这类化石称为化学化石。随着近代化学研究的进展，科学技术的提高，古代生物的有机分子（指氨基酸等），可从岩层中分离出来，进行鉴定、研究，从而扩大了化石的范围。同时产生了一门新的学科——古生物化学。

有人曾对三亿多年前的鱼类和双壳类化石和一亿多年前恐龙化石作过化学分析，得出七种氨基酸，甚至分析五亿年前的三叶虫甲壳里的游离蛋白质。据目前资料，有人从30多亿年前的古老地层里还分析出有机物（氨基酸、蛋白质等）。因此通过化学化石的研究，主要对探明地球上生命的起源和阐明生物的发展史有重要意义；另外，由于各时期各类生物有机成分有所变化和差异，进一步详细研究对解决生物分类和划分、对比地层，能起一定的作用。

关于化学化石这一概念和提法，目前还不统一，它所研究的对象，实际上是保存在岩层中的生物体未石化的有机物质。原来构成生物体的最基本成分是蛋白质、氨基酸等物质，这些物质往往可以保存在若干化石内或岩层中并未完全"死"去，而由于近代分析技术的进步，才能从那些古老的岩石和化石中分离出来，从而确定生物的存在和属性。因此，更确切地说，化学化石，可称为古生物化学。

第三章　生物界概论

一、生物的主要类型及分类单位

世界上繁殖着形形色色、千差万别的生物，据目前统计，动、植物总共在180万种左右。为了便于系统研究，必须进行科学分类，一般划分生物为两大类，即动物界与植物界，但严格地讲，某些原始生物类型却兼有植物和动物性状（如鞭毛生物），所以近来有人把这样的生物独立出来，称原生生物界（Protista）❶。每一界的最大分类单元是门（Phylum），门以下依次为纲（Class）、目（Order）、科（Family）、属（Genus）、种 Species）等单位。除这些主要分类单位外，还有各种辅助单位，如亚门、亚纲、亚目、亚科、亚属、亚种或分别合并几个主要单位而成超科、超目、超纲、超门等。这种生物分类级别，古生物学上同样应用。

种（物种）是古、今生物分类的基本单位，不是人们任意规定的单位，而是生物进化发展过程中客观存在的一个阶段。目前对于“种”这个概念，还未取得完全一致的理解，但一般讲来，物种通过一定个体群，即居群或种群（population）表现出来。现代物种包括以下几个内容：1）同一物种必以一定居群的实体而存在，有着共同的起源；2）居群分布于一定地理范围，并适应于特定生态小区；3）具有一些共同的形态特征，但这些特征又呈现一定变异性；4）都会繁殖后代—对有性生殖的生物讲，雌雄两种个体杂交能育、传种接代；对无性生殖的生物讲，各个个体以直接分裂或其它方式繁殖后代。因此，同种生物具有独特的连续性，形成一个自然的生物分类单元。

亚种是次于种的种级分类单位，也是生物分类的最低分类单位。同一个种的不同居群之间有一定的地理隔离，久之，不同的居群由于遗传、变异等方面原因导致不同方向发展，终于出现某些显著差异。一定的地理隔离有助于亚种的形成，进而由地理隔离导致生殖隔离，最后发展成新种；同时要经过一定的时间间隔（图3—1）。

现代生物学分类中的最低分类单位只有地理亚种，而古生物学分类中除地理亚种外，还有年代亚种，后者指同一种内在不同时代分布上其形态特征显示不同的种群。但须注意属于同一种的两个亚种不能并存于同时，同地。

由于化石本身保存的不完备性，化石种（古生物种）不同于生物种，因为它仅具有一定形态特征，而生理特征只能部分地从基本结构的形态功能上分析出来；至于是否发生性隔离，则无法了解；因此，古生物种基本上是形态种，即仅根据共同形态特征而定，不如生物种的确定那么可靠。尽管如此，化石种的形态、构造特征的变化也是生活环境变迁、生物演化的结果，只要化石资料（包括地层记录）充分而研究深入系统，化石种的确定也

---

❶ Whittaker（1969）建议把生物分为五个界：①Monera（原核生物界）具原核细胞，如蓝绿藻、细菌等；②Protista（原生生物界）即从原核生物界演化而来；③Plantae（植物界）；④Fungi（真菌界）；⑤Animalia（动物界）。

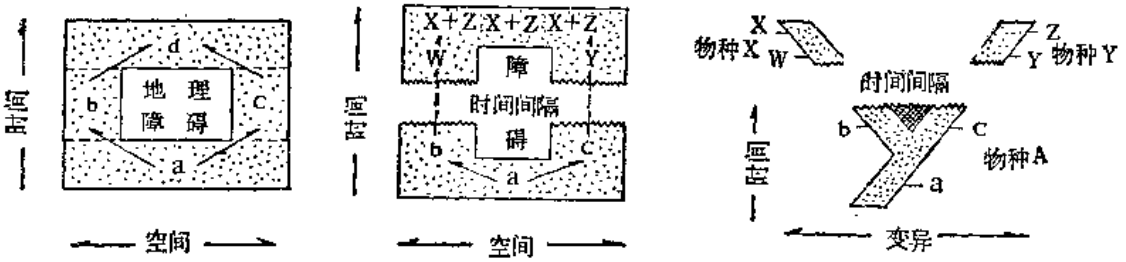


图 3—1 物种与亚种的形成

左：暂时的分支b、c地理亚种；a、b、d及a、c、d＝两个时间亚种系列（据P. C. Sylvester-Bradley，1957）
中：永久的分支b、c＝地理亚种；经过一定时间间隔b、c分别演化为新种W、Y以至X、Z。X＋Z，表示同时同地均存在X、Z新种。（作者同左）
右：永久的分支即从中图改为时间变异方式（作者同左）。任意定的亚种a、b、c＝物种A；任意定的亚种W、X＝物种X；任意定的亚种Y、Z＝物种Y

是同样可靠的。

属是种的综合，包括若干同源的和形态、构造、生理特征近似的种（有时属仅有一个种）。种既然是客观存在的，属也应该是客观存在的单元，代表生物进化发展的一定阶段，一定环节。

最常被采纳的属的定义是："属联合着一群有共同起源的种，而这些种在生物学上具有相近的潜在性能，且在生殖器官或其它某些特性的结构上有巨大的相似性"。（俞德浚：分属问题争议，自然科学争鸣，1977年4期59页）

古生物属是古生物种的综合，是根据有关种的主要共同形态、构造特征而建立的，难免有人为成分，所以不同的古生物工作者对属征范围各有不同的认识，把属分得大小不一。主张属的范围适当小些的人，认为小属作为一个种系发生单位可能更接近自然。主张用大属的人认为，在一些历史较久、高度发展的大属，种类虽多，但仍然存在若干中间类型可以互相连贯起来，最好保持大属名称，而在属下分为若干亚属，这样处理更合乎自然。但古生物学上亚属具有与属同等地位，一旦成立，就有变成独立属的可能。

由于分类学工作者观察事物的角度不同，因此，他们所定的科、目、纲的范围不能求得统一认识，也就说明这些较高的分类单位包含更多的人为成分了。

二、古生物的命名法则

古生物和现在生物一样，都要有学名，学名根据国际动物或植物命名法则和有关文件而定—动物和植物分别命名，各有规定法则。根据国际规定，生物各级分类单位均采用拉丁或拉丁化文字。属（和亚属）以上单位的命名都用一个字表示，即用单名法；种名则用两个字表示，称为"二名法"（"双名法"），这是林奈在1758年首创的。"二名法"就是对每一个种都给以两个字的学名，即种所从属的属名加上种名，（属名＋种名＝完整的种的学名）。为了查阅方便，在种名后要注以命名者的姓氏，例如*Fusulinella bocki* Moeller（薄克氏小纺缍鲢）是鲢类一个种的学名，前一字是属名，其首字母必须大写；后一字是种名，首字母小写，最后是定种人的姓要大写。属、种学名在印刷时用斜体字，书写时在其下方画横线。学名字源多出自拉丁文和希腊文，其字尾变化从拉丁文法则。

种的学名用二名法，亚种学名则用三名法，即由亚种名本身和从属的种名、属名所构成。亚种名置于种名之后，例如：*Fusulina quasicylindrica compacta* Sheng（似筒形纺缍䜩、紧卷亚种）。

属种学名的含义，可代表生物突出特征，如 *Fusulina cylindrica*（圆柱纺缍䜩）；也可由人名变化而来，用以纪念知名学者或发现该种、属的人，如*Yatsengia*（亚曾珊瑚）为纪念我国著名古生物学家赵亚曾；或从地名变化，以纪念发现地点，如 *Pseudocardinia gansuensis*（甘肃假铰蚌）。科名、目名往往采用典型属名的词干，加一固定词尾而成。科和亚科的词尾在动物名称中分别用 -idae、-inae，植物则分别用 -aceae、-oidae。例如，来自属名*Fusulina*的科和亚科名称，分别写成Fusulinidae（纺缍䜩科）和Fusulininae(纺缍䜩亚科)。"目"的词尾在动物名称中一般用-ida，如 Fusulinida（纺缍䜩目）。

在命名法则方面应当指出的是"优先律"，它是生物命名规定的基本原则。优先律就是一个生物分类单位的有效名称，应符合国际动（植）物命名法规所规定的以最早正式刊出名称为准。以后再有同一化石（或者同一现代生物）的命名，应作为同义而废弃。例如：腕足动物中的弓石燕属，最先命名为 *Cyrtospirifer* Nalivkin 1918；后来 Graboa（葛利普）在1931年又命名为*Sinospirifer*，后者提出较晚，应废弃，以前者为准。

三、动物界机体的发展

生物界发生和发展的历史过程完全符合于客观物质世界从简单到复杂、从低级到高级的变化发展规律。以动物界为例，一切最低级的动物由单细胞组成，称原生动物（见表3—1)。由原生动物演化出多细胞动物，称后生动物。海绵动物是最原始、最低等的多细胞动物，动物机体仅由两层细胞组成，细胞虽有分化，但无组织产生，在胚胎发育中，胚层细胞具逆转现象❶，这与其它多细胞动物不同，所以，这类动物在演化上是一个侧支，又名侧生动物。腔肠动物为真正的后生动物，动物的身体由外胚层和内胚层构成，称两胚层动物。腔肠动物仅有简单的组织分化，还没有形成典型的组织与器官，为低等的后生动物。所有后生动物都是经过这个两胚层阶段发展起来的。

（一）组织、器官、胚层的基本概念

1．除单细胞动物外，在多细胞动物中已经分化出各种不同的细胞群，凡是由一些形态类似和功能相同的细胞集合而成的细胞群称为组织。每种组织完成一定的机能，如肌肉组织即是由许多具伸缩功能的肌肉细胞群所组成。

2．器官　由不同的组织形成器官，所谓器官就是由几种不同类型的组织联合形成的，具有一定的形态特征和一定生理机能的结构。一些在机能上有密切联系的器官联合起来完成一定的生理机能，即成为器官系统。如高等动物中的口、食道、胃、肠及各种消化腺有机地结合起来形成消化系统。

3．胚层的形成　多细胞动物胚胎发育比较复杂，不同种类的动物胚胎发育情况也不

---

❶ 海绵动物在胚胎发育中，具鞭毛的小细胞（动物极的一端）内陷，形成内层，而另一端大细胞（植物极的一端）留在外边形成外层细胞，这与其他多细胞动物原肠胚形成正相反（其他多细胞动物的植物极大细胞内陷形成内胚层，动物极小细胞形成外胚层），因此称为逆转（inversion)。关于什么叫"植物极"和动物植，可参阅后面讲述"胚层的形成"所附脚注。

同，但早期胚胎发育的几个主要阶段是相同的。

（1）从受精卵开始进行卵裂　它与一般细胞分裂不同点在于每次分裂之后，新的细胞未长大，又继续进行分裂，因此分裂成的细胞越来越小。卵裂的方式也不同，因各类动物而异。

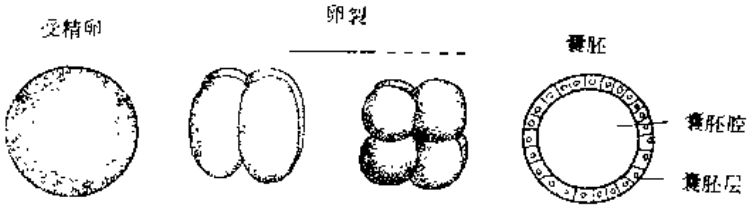


图 3—2　卵裂和囊胚形成示意图

图 3—3　原肠胚形成示意图
（内、外胚层和原肠腔的形成）

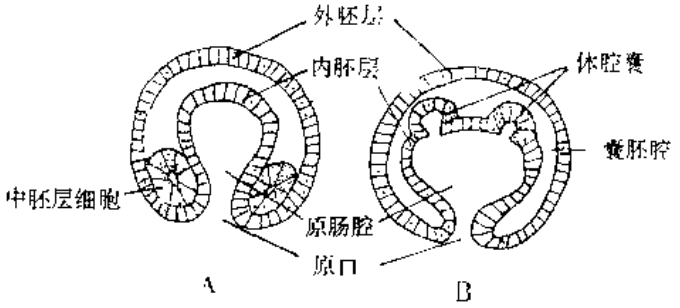


图 3—4　中胚层形成示意图
A—端细胞法；B—体腔囊法

（2）囊胚的形成　卵裂的结果，形成中空的球状胚，称为囊胚（图3—2）。囊胚中间的空腔称为囊胚腔；囊胚壁的细胞层称为囊胚层、也简称为胚层。

（3）原肠胚的形成　囊胚进一步发育进入原肠胚形成阶段。此时胚胎分化出内、外二胚层和原肠腔（图3—3）。

原肠胚形成在各类动物中有所不同。通常是内陷方式，囊胚植物极细胞❶向内陷入形成二层细胞，如图3—3所示，在外面的称外胚层，向内陷入的一层称内胚层。内胚层所包围的空腔将形成未来的肠腔，因此称为原肠腔。原肠腔与外界相通的孔称为原口（图3—3）。

（4）中胚层及体腔的形成　绝大多数多细胞动物除具有内、外胚层外，还进一步发育，在内、外胚层之间形成中胚层。主要有两种形成方式：一种是端细胞法（图3—4，A），即在原口的两侧，内、外胚层交界处，各有一个细胞分裂成很多细胞，并伸入到内、外胚层之间，是为中胚层细胞，在中胚层之间形成的空腔即为体腔（真体腔）。

另一种形成方式称体腔囊法（图3—4，B），在原肠背部两侧，内胚层向外凸出形成一对囊状突起，称为体腔囊。体腔囊和内胚层脱离后，在内外胚层之间逐步扩展成中胚层，由中胚层包围的空腔称为体腔。

（二）后生动物机体的发展

由两胚层动物演化为三胚层动物，即动物身体由外胚层、内胚层和中胚层发育分化形成各种复杂的组织、器官和器官系统。再从原始的三胚层动物演化出原始的原口动物和原

❶ 植物极（Vegetal pole）—即根据卵细胞含卵黄多少分为少黄卵、中黄卵和多黄卵。卵黄多的一端称为植物极，另一端称为动物极（animal pole）。

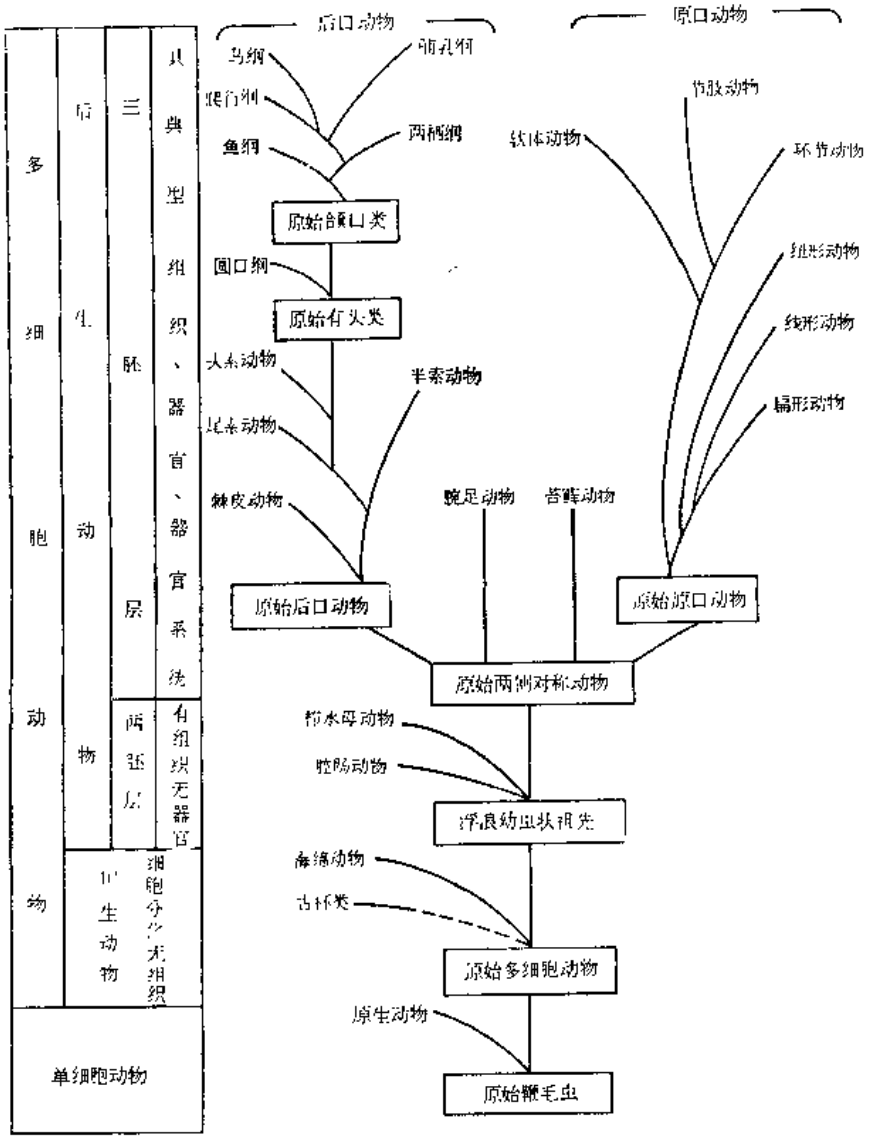
始的后口动物。从原始的后口动物发展出神经系统获得充分发展的脊椎动物，而最后又在脊椎动物中发展出人类。人类具有自觉的能动性，她起源于动物界，又超越于动物界，是动物发展的最高阶段。

原口动物的特点，是口位于原肠口或其前端与原肠相连；后口动物的口不与原肠相连，而是在原肠期的后期，与原口相反的一端，内、外胚层相互紧贴，最后穿成一孔，成为幼虫的口，原口则变为幼虫的肛门，这种在发育过程中胚体另外形成的口称为后口。凡是以此法形成口的动物，都称为后口动物。

起源于原始原口动物的有低级的蠕虫动物，如扁虫、圆虫和纽虫；高级的身体分节的蠕虫动物—环节动物以及软体动物。从环节动物又演化为节肢动物。起源于原始后口动物的有棘皮动物和脊索动物。脊索动物中包括了动物界最高级的一类—脊椎动物。(附表3—1)

此外，介于原口动物与后口动物之间的有苔藓动物和腕足动物，它们有些特征如具次

动物界各门类的演化谱系 **表 3—1**



生体腔（真体腔），生殖细胞由体腔膜上产生；胚胎发育等均说明与原口动物相似；但它们也有后口动物的特点，如腕足类的体腔乃是体腔囊法形成的。

三胚层动物在其演化发展过程中机体的结构日臻复杂。最低等的三胚层动物，如低级蠕虫没有真体腔；从较高级的蠕虫开始，中胚层分裂，产生了真体腔（图3—5）。

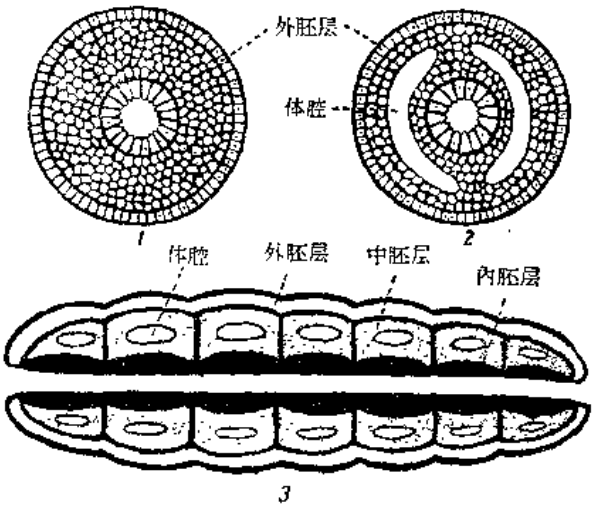


图 3—5 蠕虫动物真体腔

自较高级的蠕虫以至脊椎动物都具有真体腔，统称真体腔动物。自低级脊索动物开始具有支持身体的中轴称为脊索，至脊椎动物脊索骨化而成脊椎。

古生物学的资料为生物界进化发展的事实提供了确凿而系统的证据。近百余年来，古生物学随着生产实践而发现和积累了大量资料，据此证明：地质年代愈古老的地层中所发现的生物化石，其构造愈简单，和现代生物的差别也愈大；地质年代愈新的地层中所保存的化石，其构造愈趋复杂，也更加近似现代生物。古生物资料证明了，生物界自发生以来，不断由简单到复杂，由低级到高级的进化发展（包括各生物类型的系统发生）的事实。

第四章　生命起源与生物进化

一、生命起源与物种形成

（一）生命的起源

地球上生存着形形色色、种类繁多的生物，有人估计，植物约有三十多万种，动物约有一百五十多万种，微生物约有十多万种，但是世界上还有不少地区，诸如严寒的极地及高山、热带的丛林，荒芜的沙漠，较深的海洋，其生物调查还很不全面，随着生物学的发展，逐年都有新种发现，所以又有人认为，这些估计数字偏于保守，地球上现存的生物至少应有四、五百万种。这样丰富多采的生物界是怎样起源的呢？关于这个问题，在历史上出现过各种错误的解释，有主张一切生物来自神造的“特创论”，有认为生物乃因某种“活力”的激发而产生于死物的“自生论”或“活力说”，有倡言“一切生命来自生命”，认为地球上的生命自宇宙间其它天体飞来的“宇宙生命论”，还有坚持生物只能由同类生物产生的“生源论”等等。随着辩证唯物主义宇宙观的发展和自然科学的进步，从实践和理论上都已证明这些唯心主义和形而上学观点的误谬，并且进行了批判。

恩格斯曾经指出：“生命的起源必然是通过化学的途径实现的”。目前，探索生命起源的科学家们，通过生物学、古生物学、生物化学、古生物化学、化学、物理学、地质学和天文学等方面的综合研究，证明了恩格斯这一预见的正确性。大量研究成果说明，生命是在地球发展的历史过程中，由无机物经历了漫长的岁月，发展产生的，自从生命在地球上出现以后，又经历了几十亿年的时间，才逐步发展成为现在的生物界。生物界发展的历史是与地球发展的历史密切相关，不可分割的。当地球发展到地表开始划分了岩石圈、水圈和大气圈的时候，地球由缺氧（游离氧）的大气层所包围，宇宙紫外线辐射是化合作用的重要能源，化学进化就在这样的条件下不断进行，由于缺氧，合成的有机分子不易受到破坏，得以进化为具生命现象的物质，终于产生了生命。生命产生的过程可以概略归纳为三个阶段。

1．原始海洋中的氮、氢、氨等元素和水、一氧化碳、二氧化碳、硫化氢、氯化氢以及甲烷等无机化合物，在紫外线、电离辐射、高温、高压等一定的条件影响下，形成氨基酸、核苷酸及单糖等有机化合物。

2．氨基酸、核苷酸等有机化合物，在原始海洋中聚合成复杂的有机物，如甘氨酸、蛋白质及核酸等，被称为“生物大分子”。

3．许多生物大分子聚集而形成以蛋白质和核酸为基础的多分子体系，呈现出初步的生命现象，既能从周围环境中吸取营养，又能将“废物”排出体系之外，构成有生命的原生体。

这种原生体的出现使地球上产生了生命，把地球的历史从化学进化阶段推向了生物进化阶段。对于生物界来说，更是开天辟地的第一件大事，没有这件大事，就不可能有生物

界。

有生命的原生体是一种非细胞的生命物质，出现以后，随着地球的发展而逐步复杂化和完善化，演变成为具有较完备的生命特征的细胞，从而产生了原核单细胞生物。1973年在南非距今三十二亿年前的无花果层中发现了细菌化石，证明在那时，地球上已经有了原核生物，非细胞生命物质的出现当然是早于三十二亿年以前了。

（二）物种的形成

生物界发展的历史证明，地球上现生的生物尽管千差万别，却都起源于共同的祖先，有着或近或远的亲缘关系。它们以物种为繁殖后代的单元，通过种内繁殖世代相传；又以物种为进化的单元，进化乃是物种不断演变的过程，也就是从旧种不断产生新种，新种不断出现，旧种不断绝灭的过程。物种形成就是指新种的形成。

物种形成的主要原因是遗传、变异和自然选择。

1．遗传　遗传是生物进化的基础。就是生物通过繁殖作用不断地传衍后代，比如，人生人，马生马，种瓜得瓜，种豆得豆，这些人们所习见并且认为必然的现象，都是遗传现象。不仅如此，子女象父母，子代象亲代，也是很少例外的事实，同样是遗传的结果。所以在生物界遗传是普遍存在的现象，是一切生物所共有的特性。这种特性能够使生物把它的性状，包括形态、构造、生理机能及对环境条件的反应能力等等，传给后代，使后代与它们保持相似。生物的性状一般都可以遗传，不遗传的只是少数。

遗传具有稳定性同时又具有可变性。某种生物如果许多世代都生活在相同的环境条件下，其遗传性就比较稳定；如果生活环境变了，生物的遗传性就失去了它的稳定性，就要改变，这就是遗传的可变性；稳定性能够使生物将有利的性状在其后代中长期延续下去，对于保存物种具有重要意义，但遗传性长期稳定的生物若遇环境突然激烈的变化，则会因为不能迅速适应而绝灭；相反，可变性使生物易于适应新的环境，得到变化和发展，但不利于物种的保存。在生物进化，物种形成的过程中，稳定性和可变性起着辩证的作用，二者缺少任何一方面都是不行的，可变性使生物能够适应新环境，产生新性状，稳定性则使新获得的性状能够积累，稳定下来，传给后代，形成新的物种。

生物的性状为什么能够遗传给后代呢？这是因为生物体内存在着，从亲代向子代传递性状的物质，所以遗传是有其物质基础的，主要物质基础是细胞核中的染色体。在染色体上有一种决定性状发育的物质，叫做基因。生殖细胞中的染色体，在生物繁殖的过程中，能依靠基因的作用通过自我复制，分离和重组，将遗传的性状传递给后代。基因主要是由去氧核糖核酸（DNA）构成的，每个去氧核糖核酸分子又由许多去氧核苷酸单体组成。去氧核苷酸单体又因所含碱基的不同，分为四种类型，即腺嘌呤核苷酸（A）、鸟嘌呤核苷酸（G）、胞嘧啶核苷酸（C）及胸腺嘧啶核苷酸（T），所以A、T、C、G，是去氧核糖酸的碱基符号。这四种核苷酸可以一定的比例排成一定序列，叫做碱基序列，形成遗传核信息”，遗传信息可以通过生殖细胞从亲代传递给子代。接受了遗传信息的子代细胞，通过有丝分裂，将它传递给每个细胞，遗传信息在细胞中决定核糖核酸（RNA）中各种氨基酸的排列顺序，通过核糖核酸指导蛋白质的合成，从而决定一切性状的发育。

遗传的奥秘在于遗传信息的自我复制，复制的关键在于碱基配对。DNA分子是由两条多核苷酸链组成的双螺旋结构，链与链之间以核苷酸上的碱基配对相连接（图4—1）。四种碱基配成两对，即A配T，C配G，这是一种互补的配对，如果一条链上是GTAC……；

另一条链上相应的次序必定是CATG……。复制时两条链首先松开，然后两条单链各以自己为模式，按互补的原则，配上相应的新链。这样，一个亲代的DNA分子便复制成完全相象的两个子代的DNA分子了。(图4—2)。因此亲代传给子代的是自己的复本，这就说明了为什么子代总是和亲代相象，为什么物种在一定条件下可以保持相对不变。

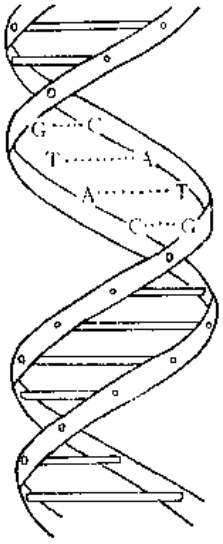


图 4—1 DNA的双螺旋结构

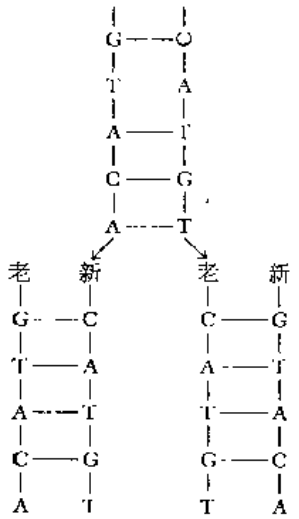


图 4—2 DNA分子自我复制示意图

2．变异 变异是同种个体之间的微小差异，例如子女象父母虽然是普遍的现象，但绝不会和父母完全相同，他们之间的不相象之处就是变异。同一物种的个体之间总有一些差别，绝不会有两个完全一样的个体，这就说明，变异是一切生物普遍具有的共同特性。

变异在生物进化的过程中起着极其重要的作用。因为有了变异性，才使生物能够很好地适应生活环境的变化，更好地生存下去，同时还因为有了变异性，物种才能不断地延续，生物界才得以发展。

根据近代遗传学的研究，生物变异有内在和外在两方面的原因。引起变异的外因有物理的因素，如温度、压力、光照、辐射等；有化学的因素，如含盐度、酸碱度以及营养物的成份等，引起变异的内因是遗传物质的变化。只有遗传物质的变化才能产生遗传变异，传递给后代，从而产生新的物种，所以变异的主要原因是内因。

引起遗传变异的奥秘在于构成基因的DNA分子中碱基序列的变化。近代生物学的研究证明，有多种原因可以引起基因中AGCT四种核苷酸的排列顺序，也就是碱基序列的变化，前面讲过，基因中的碱基序列乃是“遗传信息”。遗传信息变了，就会促使性状发育发生变化，从而产生变异。所以，如果说遗传是遗传信息的复制过程；变异则是遗传信息的改制过程。

据现在所知，遗传变异主要有以下三种：第一种是基因重组，见于有性生殖的生物。在有性生殖的过程中，由于亲代具有杂种性，就会使后代的基因重新组合，从而产生丰富的遗传性变异。第二种是基因突变，这是指染色体上某一位置上的化学变化，这种化学变化能够改变构成基因的DNA分子中的碱基序列，使基因发生突变，从而产生变异。对微生物的诱变育种研究证明，X-射线，原子核射线等都能引起基因突变；在自然条件下，宇宙射线能够引起天然的突变。第三种是染色体畸变，染色体数目和结构的变化都能引起

变异，例如中国春小麦如果缺了一对第9染色体，就会变得穗轴无毛，芒比正常的种长；如果缺了一条第9染色体，则变得护颖和内，外颖较厚，小穗稀松，穗端带尖。

3．自然选择　自然选择是指生物在其生活环境中，能够适应者被保留，不能适应者被淘汰的过程。自然选择这个词是达尔文提出的。他采用这个名词是为了区别于人工选择。实际上，自然界不可能有意识地选择，只不过起着选择的作用而已。

达尔文研究马德拉群岛上的甲虫，发现550个种中，有200个种的翅膀不会飞，会飞的则以翅膀非常强大的甲虫为主，他在解释这种现象时认为，原来这个群岛上的甲虫都是会飞的，后来有些甲虫由于翅膀发育稍不完全，或者由于习性怠惰，很少飞翔，经过若干世代，时间长了，翅膀便退化，丧失了飞翔能力。群岛常遭强烈的海风侵袭，每当海风暴起，不能飞翔的甲虫能够很好地隐蔽，直到风过了后才出来，而在空中飞翔的甲虫则常常被风吹到海里，葬身碧波。这样一来，前者获得了最好的生存机会，保留下来，不断地繁衍后代；后者则不断地被风暴所淘汰，只有那些翅膀非常强壮，能够抵抗风暴的类型，才被保留下来。这是一个生动的自然选择的实例。这个实例可以说明三点：第一，自然选择是一种使那些能适应环境条件的生物得以繁衍，不能适应者被淘汰的过程。不会飞的甲虫善于躲避风暴；具强大翅膀的甲虫能够抵抗风暴，都能适应群岛上的自然环境，故能获得生存和发展；另一些能够飞翔的甲虫由于不能适应风暴的袭击而被淘汰；第二，自然选择是通过生物与其生活环境的斗争而实现的，例如，马德拉群岛上无翅的和翅膀强大的甲虫是在与风暴的斗争中，海风对它们进行了选择。生活环境包括生物生活场所中的各种影响生物生存的因素，有物理的因素，如气温、光照、温度、雨量、风力等等；有化学的因素，如水体中的含盐度、酸碱度、营养物质的化学成分等等。还有生物的因素，如同一环境中各种生物的相互依存关系与敌对或竞争关系等等。前已指出，物理和化学方面的某些因素还是引起生物变异的外因。自然选择往往要通过生物与多种环境因素的斗争来实现，达尔文称这种斗争为“生存斗争”；第三，自然选择的特点主要是保留一切对生物生存有利的性状，使有利于物种生存的变异得以积累而巩固下来。例如马德拉群岛上的甲虫，由于翅膀退化不能飞翔对其生存有利，就使得它们能够更好地繁衍，以致超过了翅膀不退化的甲虫。这还进一步说明，自然选择不仅表现为单纯地选择或淘汰有利或不利于生物生存的变异，而且能够加强和积累有利的变异，使之朝着一定的方向发展。

自然选择是一个长期缓慢的连续过程，通过它的长期作用，使有利的性状持续保留，就形成了生物界的多样化和适应现象。适应现象是指生物在形态构造和生理机能各方面与其生活环境相适合的现象，例如，鱼类一般形如梭，具鳍、用鳃呼吸，有鳔等等，都是对于水中游泳生活的适应，鸟类前肢变成翼，骨骼中空，体被羽毛等等，都是对于空中飞翔生活的适应，因此，适应是一种普遍存在的现象。但适应又是相对的和暂时的，当环境条件改变的时候，旧的适应就失去意义而产生新的适应。

近年来群体遗传学的研究阐明，自然选择是对群体发挥作用的。生活在同一场所的同一物种的许多个体统称为居群。在一个居群里，具有不同变异的个体有不同的生存能力和适应能力。在生存斗争中，有的个体适应能力强，生殖率高，传留后代的机会就多；有的个体适应能力弱，生殖率较低，数目逐渐减少，以致于消失。于是在一定条件下，导致居群内基因频率的改变，产生适应于新环境的新类群。

什么是基因频率呢？这要从居群的特点说起，居群都带杂种性，是遗传性混杂的类

群，这是因为，居群虽由同一物种的个体组成，它们具有基本相同的遗传基础——基因，但由于变异的普遍性，个体之间存在一定的差异，具有不同的个体，其基因的类型就有一定的差别，在一个居群内，某个基因数量的百分比，就是这个基因的频率。例如某个居群由三种基因型的个体组成，个体数 AA 占40%，Aa 占40%，aa 占 20%，那么基因 A 的频率为60%，而 a 的频率为40%。在漫长的自然选择的过程中，由于生物的有利的性状被保留而加强，不利性状被淘汰而消失，基因频率发生变化，使居群改变面貌，产生新的类群，所以，自然选择是通过居群而起作用的。物种的形成，通过居群的变异而实现，新种是在旧种居群中发展起来。

引起基因频率变化的因素，除自然选择外，还有基因突变，生物迁移和基因的随机扩散等，在此不一一叙述。

在同一生活场所，由于环境条件随着时间的推移而变化，不同的时期具有不同的居群；在同一时期不同的生活场所，由于地理位置不同，生活条件有差异，各有不同的居群。

物种形成的必要条件则是隔离。促使新种产生的隔离主要是空间隔离和时间隔离。

空间隔离有地理的隔离和生态的隔离等，而最重要的是地理的隔离。地理隔离可由水体、山脉、沙漠的阻挡或遥远的地理距离等原因造成。同种而生活在不同地区的居群由于地理隔离，彼此孤立起来，失掉了交流遗传性的机会，便向着不同的方向积累变异，就逐渐形成地理的亚种，例如我国的华南虎和东北虎，由于长期生活于不同的地理环境，在体型大小，毛色深浅及毛的长短等方面都产生了明显的差别，已成为两个不同的亚种。地理亚种进一步发展，性状差异愈来愈大，如果达到彼此相遇已不能杂交，也就是产生了生殖隔离的程度，就成了新种。

生态隔离是指同一地区的同种居群，由于各自占领了不同的生活场所，逐渐改变生态习性，时间久了由于生态习性的不同，彼此不相接触，不能交流遗传性，就产生了不同的生态亚种。

无论是地理亚种还是生态亚种的产生都需要空间隔离，在古生物学中常将同一产地甚至同一块岩样中的化石标本确定为不同的亚种，这样做法是不符合亚种产生的实际情况的，应当在今后工作中引起我们的注意。

时间的隔离是指一个种可以逐渐变化，经过相当时间以后，由于朝着一定方向的变异不断积累与扩大而形成新种。空间和时间是不可分割的，空间隔离的实现也必须时间。不过从现代生物学资料，只能看到空间隔离的结果；时间隔离的结果则在地质资料中屡见不鲜，例如英国南部晚白垩世的海胆类小蛸枕（*Micraster*），在自下而上六个连续的层位中，出现了三个时间隔离的种（*M. leskei*, *M. cortestudiarum*和*M. coranguinum*），象这样的化石物种，是详细划分及对比地层的标准化石，可以用来建立化石带(Fossil zones)。

物种形成的方式有两种：1. 是渐变式的物种形成，

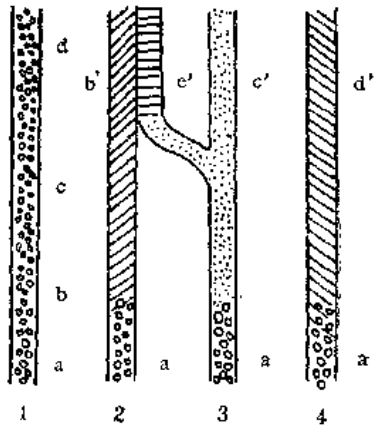


图 4—3 物种形成方式

图解 1—继承式物种形成，物种 a 转化成物种 d。2—4—分化式物种形成，物种 a 的三个居群在隔离条件下逐渐形成物种b′、c′、d′。物种 c′的一个居群有机会到达 b′的环境，逐渐发展成物种e′

2．是爆发式的物种形成。渐变式的物种形成又分为继承式物种形成和分化式物种形成，前者指一个种经过相当的时间逐渐演变，形成新种，其特点是时间隔离起主要作用，物种的数目没有增加，新种的形成发生在同一地区；后者是指由于地理隔离或生态隔离形成新种；其特点是空间隔离起主要作用，一个种在其分布范围内在不同的地理分区或生态分区逐渐分化，形成两个或多个新种（图 4—3）。爆发式的物种形成主要是通过个体的突然变异或经由杂交所引起的变异产生新种。其形成过程比较迅速，一般不通过亚种的阶段。

二、生物进化的一些特点和规律

（一）进步性发展

进化论已经阐明，一切生物都起源于原核的单细胞祖型，以后在漫长的地质时代中，由于变异，遗传和自然选择，生物的体制日臻复杂与完善，分支类别越来越多，地层中的化石记录虽不完备，但足以说明自从生命在地球上出现以来，生物界经历了一个由少到多，由简单到复杂，由低级到高级的进化发展过程。是一种上升的进步性的发展。阶段级进是指生物从原核到真核，从单细胞到多细胞，多细胞生物又逐步改善其体制的发展（动物体制的进化见第三章表 3—1）。分支发展是从少到多的分化进化，在分支发展过程中生物不断扩大其生活空间，向各种不同的生活领域发展其分支。就整个生物界来说，在其进化历程中，经历了三项重大的突破性的分支发展，最早的一次是从异养到自养的发展，第二次是从两极到三极的发展，第三次是从水到陆的发展。

1．从异养到自养的发展　地球上最早出现的原核生物一单细胞的细菌以周围环境的有机质为养料，是异养生物，但原始海洋中由化学进化产生的有机质有限，当消费与生产达到平衡时，异养生物缺乏养料，就很难发展下去。于是由于高度的变异潜能，原核生物演化出具叶绿素的蓝藻，能够进行光合作用，从无机物合成有机的养料，所以称为自养生物。自养的蓝藻所合成的有机质，除供本身营养外，还供应异养细菌；异养的细菌除从蓝藻取得食物供应外，还把有机质分解为无机物、为蓝藻提供原料。所以在生态学中称蓝藻为合成者，细菌为分解者。

自养蓝藻的出现使早期生物界具备了自养和异养、合成与分解两个环节，形成了一个菌藻生态体系，也叫做两极生态体系，解决了营养问题，突破了环境限制，在原始海洋中获得了更广泛的发展。这一生态体系形成得很早，南非三十二亿年前的无花果层中除发现细菌化石外，还发现了蓝藻遗迹，但对其可靠性尚有争议。如果这些蓝藻遗迹不可靠的话，一般估计蓝藻的出现可能在距今三十亿年至二十五亿年之间。

2．从两极到三极的发展　两极生态体系形成之后，经过了很长一段时间，随着真核细胞生物的出现，开始了动植物的分化。动物的出现形成了一个三极生态体系。所谓“三极”指的是：

绿色植物（真核植物及原核蓝藻）进行光合作用制成养料，自养并供给其它生物，被称为自然界的生产者。

细菌和真菌以绿色植物合成的有机质为养料，同时通过其生活活动分解出大量二氧化碳及氮、硫、磷等元素，为绿色植物生产养料提供原料，被称为自然界的分解者。所以细菌、真菌与绿色植物是相互依存的。

动物以植物和其它动物为食，被称为自然界的消费者。如果没有动物，可以不影响植物和菌类的存在，但如没有植物，动物则无法生存。在现生的已知物种中，动物占 2/3 以上，可见动物的出现是生物界分支发展的一件大事，同时大大扩展了生物在海洋中的生活空间。最早的动物化石出现在距今大约七亿年前的地层中，一般估计最原始的动物可能在十亿年前已经出现，也就是在那个时候，形成了生物界的三极生态体系。

3．从水到陆的发展　生命是在原始海洋中产生的，生物界一直在水中发展，三极生态体系形成以后还有很长一段时间停留在水中。直到四亿年前才登上陆地，植物为先驱，动物继之。从此生物界拥有了水域和陆地两种生境，在占领陆地的过程中，新的生物类型不断涌现，逐渐形成了现代的动植物区系。生物界中最高级的类别如被子植物、恒温动物都是在登陆以后发生的，恒温动物的感觉、神经、运动系统逐步发展，为人类的出现创造了条件。

（二）生物进化的不可逆性

生命的历史是一部物种新陈代谢的历史。地球上现生的物种都是地质历史上生存过的物种的后代。过去的物种被现生物种所代替，现生物种又将被将来的物种所代替，新的不断兴起，旧的逐渐灭亡，已经演变的物种不可能回复祖型，已经灭亡的种类不可能重新出现，这就是进化的不可逆性。正象人类社会的历史决不会开倒车一样，生物的进化发展也是不走回头路的。比利时的古生物学家多罗（L. Dollo）根据对化石的研究，发现生物的某种器官一经演变再不可能在其后代身上恢复原状；一经退化消失也再不可能在其后代身上重现。以马为例，始新世的马前肢四趾，后足三趾，渐新世和中新世的马三趾（前肢三趾），上新世和现代马仅剩一趾（图 4—4），其已经退化的足趾决不会恢复原状。

许多古生物学资料证明，地质历史上已绝灭的生物决不会重新出现，例如古生代的三叶虫、笔石；中生代的恐龙等等，都是如此，具体到每一个物种也是一样。因此较老地层

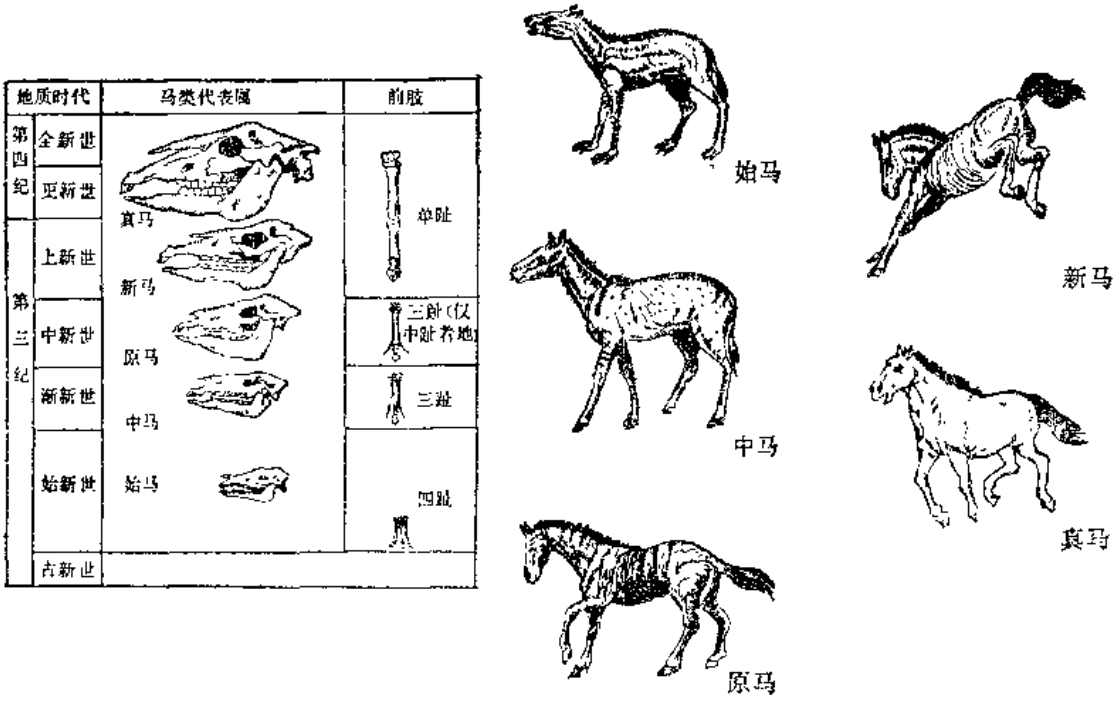


图 4—4　马的演化

中已经绝灭的化石物种，在较新地层中绝不会再出现，不同时代的地层中必然具有不同的化石生物群，这就是我们能够利用化石确定地层时代和划分地层的基本原理。

（三）适应和特化

人们早就观察到，每一种生物身上都带有关于其生活环境和生活方式的标记，例如鱼类，身体流线形，有尾和鳍，用鳃呼吸，就是它们在水中营游泳生活的标记。前面已经讲到，这种生物在其形态结构以及生理机能诸方面反映其生活环境及生活方式的现象是自然选择保留生物的有利变异，淘汰其不利变异的结果，是生物对环境的适应。每一种生物都要适应一定的生活条件，如不能适应，就不能生存，所以对生物来说适应是普遍存在的，但又是暂时的，一旦生活环境改变，就要产生新的适应，例如英国工业中心曼彻斯特地区的桦尺蛾（*Biston betularia*）原来是灰色的，由于该地区的工业污染，从1850年开始出现黑色的桦尺蛾，到十九世纪末黑蛾出现的频率达95%以上，目前，灰蛾几乎完全为黑色类型所代替，已经十分罕见。

一种生物对某种生活条件特殊适应的结果，使它在形态和生理上发生局部的变异，其整个身体的组织结构和代谢水平并无变化。这种现象称为特化。例如哺乳动物的前肢，在不同的生活方式影响下，有的变为鳍状，适于游泳；有的变为翼状，适于飞翔；有的变为蹄状，适于奔驰。在生物进化的过程中，特化属于少数情况，多数生物是通过变异和自然选择，获得形态结构，生理机能全面的复杂化和高级化，这种进化称为复式进化或全面进化。一般认为全面发化的类型，各部分器官发育均匀，能够适应多种环境变化。而高度特化的类型往往因为不能很好地适应变化而导致灭亡。中生代末期爬行动物大量灭亡，其原因之一就是单方面的极度特化，使之不能很好地适应生活条件的变化。

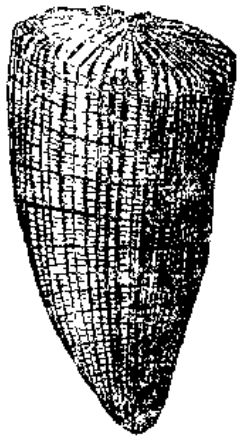


图 4—5　固着蛤的相关变异
（*Hippuritella gosaviensis* 东奥地利，K_2）

（四）相关律

环境条件变化使生物的某种器官发生变异而产生新的适应时，必然会有其它的器官随之变异，同时产生新的适应。这就是居维叶（G. Cuvier）早在十九世纪所提出的“相关律”，也就是达尔文所指出的“相关变异”。例如生活在非洲干旱地区的长颈鹿的祖先，由于长期采食高树上的叶子，颈部不断伸长，前肢也随之变长。又如晚白垩世的某些双壳类，由于生长在海水较浅而浪潮剧烈的环境，右瓣变为圆锥状，形似单体珊瑚，用以固着于海底生长；左瓣则相应地变为盖状（图 4—5），因而产生了一个新的类群—固着蛤类。

进化论和遗传学的研究证明，生物变异的相关性是普遍存在的，其原因在于生物体各部分的发展是密切相关的，某一部分在发展中产生变化，必然引起其它部分相应的变化。

利用不完整的化石资料，研究古生物的形态结构时，特别是通过形态功能分析，推断古生物的软体结构和生态习性时，必须考虑到相关变异的普遍性，运用相关变异的原理。所以相关律对于古生物学的研究具有重要意义。

（五）适应辐射和适应趋同

生物在其进化过程中，由于适应不同的生态条件或地理条件而发生物种分化，由一个

种分化为两个或两个以上的种，这种分化的过程叫做分歧或趋异。如果某一类群的趋异不是两个方向，而是向着各种不同的方向发展，适应各种不同的生活条件，这种多方向的趋异就叫做适应辐射。爬行动物在中生代发展到极盛的时候，占领了各种生活领域，有生活在陆地上的各种恐龙，有在水中游泳的鱼龙和蛇颈龙以及空中飞翔的翼龙（图 4—6）。由于适应了不同环境使它们的身体及四肢产生了不同的性状，这是古生物中突出的适应辐射的实例。

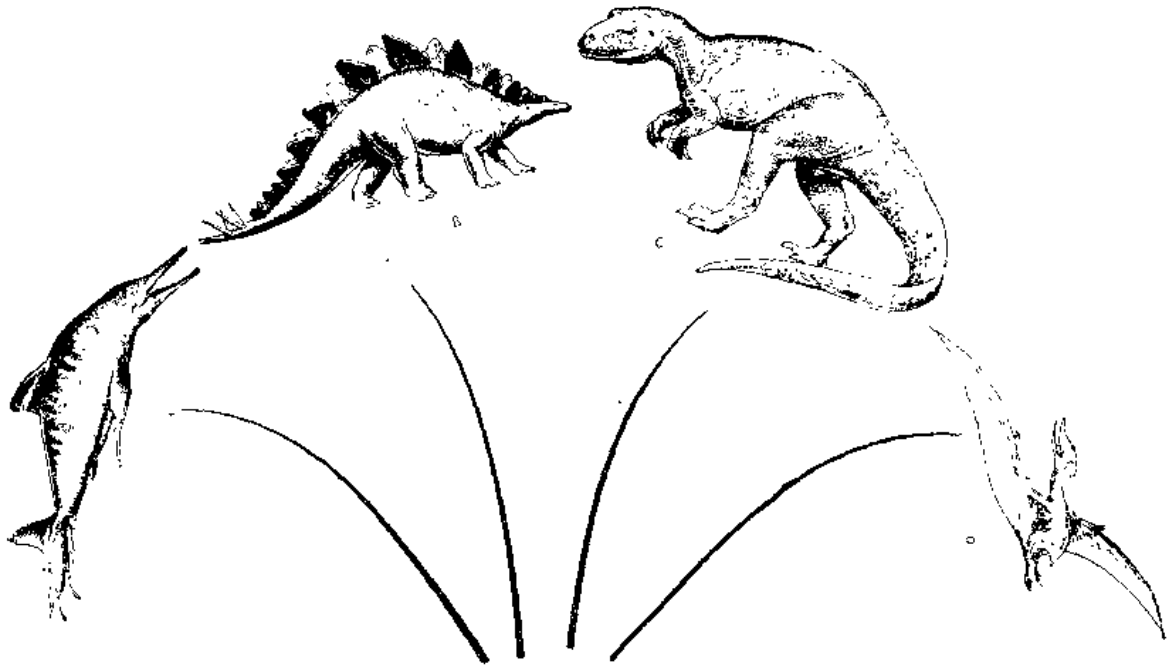


图 4—6　中生代爬行动物的适应辐射

A—海中游泳的鱼龙；B—陆上食草的剑龙；C—陆上食肉的跃龙；D—空中飞翔的翼龙

与适应辐射相反，适应趋同是指一些类别不同，亲缘疏远的生物，由于适应相似的生活环境而在体形上变得相似，不对等的器官也因适应相同的功能而出现了相似的性状，例如中生代爬行动物中的鱼龙，现代哺乳类的海豚，因为向水中发展，营游泳生活，身体变得和鱼类相像，见第五章(图 5—7)；哺乳动物中的飞狐和蝙蝠，由于适应空中飞翔生活，身体变得与鸟类相似。趋同是亲缘疏远的生物适应相同环境的结果，只是一种表面现象。并不能形成进化谱系。

有时，不同类群而亲缘较近的生物，当其从共同的祖先产生后，由于进入不同的生活环境而发生了分歧。以后又发展到非常相似的环境中，它们的对等的器官，因适应相似的环境而产生了相似的性状，这种现象称为平行进化，与趋同不同。

由于适应辐射使同类生物对等的器官，因适应不同的功能而产生性状分歧，这类器官称为“同源器官”；由于适应趋同使不同类群生物的不对等器官，因适应相同的功能而产生相似的性状，这类器官称为“同功器官”。

（六）个体发育与系统发生

生物的每个个体从其生命开始直到自然死亡都要经历一系列发育阶段，这个历程就是生物的个体发育。以哺乳动物为例，个体发育包括，从受精卵开始在母体中生长的胚胎期；脱离母体但需要亲代哺育的幼年期；独立成长的青年期；达到成熟，开始繁殖后代的，

成年期以及趋向衰老的老年期。一般多细胞生物的个体发育都要经历与此大致相应的几个阶段，但有些类别的具体情况又有所不同。例如昆虫的个体发育中有变态，完全的变态在卵受精之后，有幼虫、蛹和成虫三个阶段，三者形态不同，有的生活环境也不一样。另一些节肢动物如三叶虫、介形虫等在个体发育中蜕壳生长，每个发育期蜕几次壳没有一致的规律。某些低等生物如有孔虫和水螅等，由于两种生殖方式形成世代交替，无性世代和有性世代的个体发育不同。因为化石绝大多数只代表硬体，古生物的个体发育很难全面地反映出来，需要通过与现代生物直接或间接类比进行研究。对于具有变态、蜕壳等特点的古生物，则应注意收集代表各个发育阶段的化石，综合研究，更应注意，不要因为形态各异而把同属或同种而发育阶段不同的化石，误定为不同的属、种。

系统发生是指生物类群的起源和进化历史，生物类群不论大小，大如一个纲或门，甚至动物界和植物界；小如任何一个属或种，都有它们自己的起源和进化历史，系统发生与个体发育是密切相关的。生物总是在其个体发育的早期体现其祖先的特征，然后才体现其本身较进步的特征，所以从生物的个体发育可以看到其类群系统发生的简单缩影。例如不论多么高级的生物，生命的起点都是受精卵，这就说明一切多细胞生物都起源于最早的单细胞祖先；鱼类，两栖类、爬行类、鸟类、哺乳类、甚至人类的早期胚胎都有鳃裂，说明这些脊椎动物和人起源于共同的祖先；人的早期胚胎和猿类的非常相象，两个月以后才较易区别．这不但说明了人与猿类的亲缘关系，而且说明二者源出于共同的祖先。黑克尔（E. H. Haeckel）指出“个体发育是系统发生的简短重演”就是总结二者关系的著名的“重演律”或“生物发生律”。根据重演律，可以从个体发育追索生物所属类群的系统发生，譬如，将某些单体四射珊瑚从幼年期到成年期顺序切片观察，可以看到其内部构造初期为单带型，继之以双带型，最后变为三带型，说明三带型四射珊瑚的系统发生经历了单带型、双带型的发展过程。

三、生物绝灭的原因

古生物学资料表明，许多古生物类群，诸如三叶虫、笔石、四射珊瑚、菊石、恐龙类等等，曾在地质历史上盛极一时，后来都随着时间的推移而消失，没有留传后代。有人统计过，已知的古生物约二千五百个科，其中三分之二已经绝灭，什么原因使得大量的物种在生物进化的过程中趋于绝灭呢？

生物的进化是通过物种的演变而进行的，是一部物种新陈代谢的历史，因此在进化过程中，旧的物种不断灭亡，新的物种不断出现是自然发展的必然规律。

在生物纵向发展亦即阶段级进过程中，新种总是在旧种的基础上产生，许多旧种被其子种所代替而衰退灭亡，这叫做“种系代谢”。

生物的横向发展亦即分化进化，是通过适应环境和占领环境而进行的，是争夺生活领域的斗争。在这个斗争中，一些物种胜利了，扩大或取得了新的生境；一些物种失败了，丧失了生活领域以致退出了历史舞台，这叫做“生态代替”。

菊石类起源于曾在奥陶纪盛极一时的鹦鹉螺类，而在晚古生代和中生代几乎完全代替了鹦鹉螺类。后者从晚古生代开始迅速衰退，至今只存留了一个属，可以作为种系代谢的实例。古生物学资料中，类似的例子很多。

从地质历史上看，早古生代、晚古生代、中生代及第三纪之末，都有许多类群从此消失而不再出现，有人认为这是大量生物差不多同时绝灭，称之为“群集绝灭”，因而引起了种种不同的解释。其实这也都是生物界新陈代谢，向前发展的必然结果，只不过在上述几个时期，地壳运动剧烈，气候改变较大，生活条件急速变化，加强了生物代谢的速度与强度而已。看到了这几个时期许多类群绝灭的现象，同时还应看到这几个时期之后许多新类群蓬勃发展的情景。在上述几个时期宣告绝灭的生物类群确实较多，是否差不多同时绝灭呢？似有深入讨论的必要。

四射珊瑚和鏈类都在晚古生代结束时宣告绝灭，实际上前者从二叠纪早期已经走上了下坡路；后者从晚二叠世开始已经衰退。中生代爬行动物的绝灭一向被引为“集群绝灭”的典型实例。其实各类恐龙的绝灭有先有后，例如剑龙，早在白垩纪早期已经灭亡，只不过到了白垩纪末期，存留到那时的恐龙、鱼龙和翼龙等随着整个爬行动物的大衰退，最后绝迹而已。

第五章　生物与环境

生命在地球上普遍存在，无论是水圈、岩石圈和大气圈中，都可能有生物生活。生物的适应能力很强，甚至在沙漠中或者极地冰层的边缘都有它们存在。地球上有生命存在的部分叫作生物圈（Biosphere）。水圈，岩石圈和大气圈都是生物的生活环境，也是生命起源，生物进化发展的历史舞台。水圈是生命发生最早，最原始的生活环境。海洋是原始生命的“摇篮”，生物的发展先从海洋开始，逐步向陆地和空中发展。

生物与其生活环境是相互作用，相互制约，密切相关的。任何生物都不能脱离其生活环境孤立地存在。自然环境通过无机界的物理的，化学的和有机界的生物的各种因素影响并作用于生物。各种生物都只能适应一定的环境。鱼类不能离开水而生活，植物的生长需要一定的土壤、水分和阳光。水分、土壤、阳光等都是植物生长必不可少的环境因素；但是这些因素对于生物是有定量范围的，超过一定的界限，过多或者过少，都可能导致生物的死亡。

生物的生活环境，是指生物生活过程中，与之有关的外界条件的综合体，这些外界条件经常影响着生物的生存和发展。

生活环境由无机的（物理的、化学的）和有机的（生物的）因素（成分）组成，二者彼此密切相关。要研究生物与环境的关系，首先应了解什么是生态系统（Ecosystem）。生态系统是指一定范围的环境因素及其生物的综合，其大小并无十分严格的规定，大者如海洋，小者如池沼。

下面我们将从最主要的生态系统：海洋、陆地和大气谈起。据此可将生物划分为水生生物，陆生生物和气生生物，另外还有一小部分生物在其它生物体内营寄生生活。称为寄生生物。

一、环境因素

生物在其整个生命过程中，都需一定的生存条件，各种必须的生存条件的综合就是生物的生活环境。例如地理纬度、气候、地形是陆生生物所必需的生存条件；海水的含盐度（图5—1）、水温、水深（图5—2）、光照和基底特征等则是海洋底栖生物所必须的生存条件。无论是水生或陆生生物，食物营养对它们来说都是最主要的生存条件。我们把这类必要的条件，称为环境因素，根据其性质可划分为物理的，化学的和生物的三类。

1．物理的环境因素　有温度、深度、压力、光照、水的流动性、底层性质、纬度和经度等。

2．化学的环境因素　有含盐度、氧及二氧化碳的含量，氢离子浓度和氧化还原电位（pH—Eh值）、硫化氢含量等等。

3．生物的环境因素　有生物的组合关系、数量和密度、生物共生关系、对抗和竞争关系、食物营养依赖关系等等。

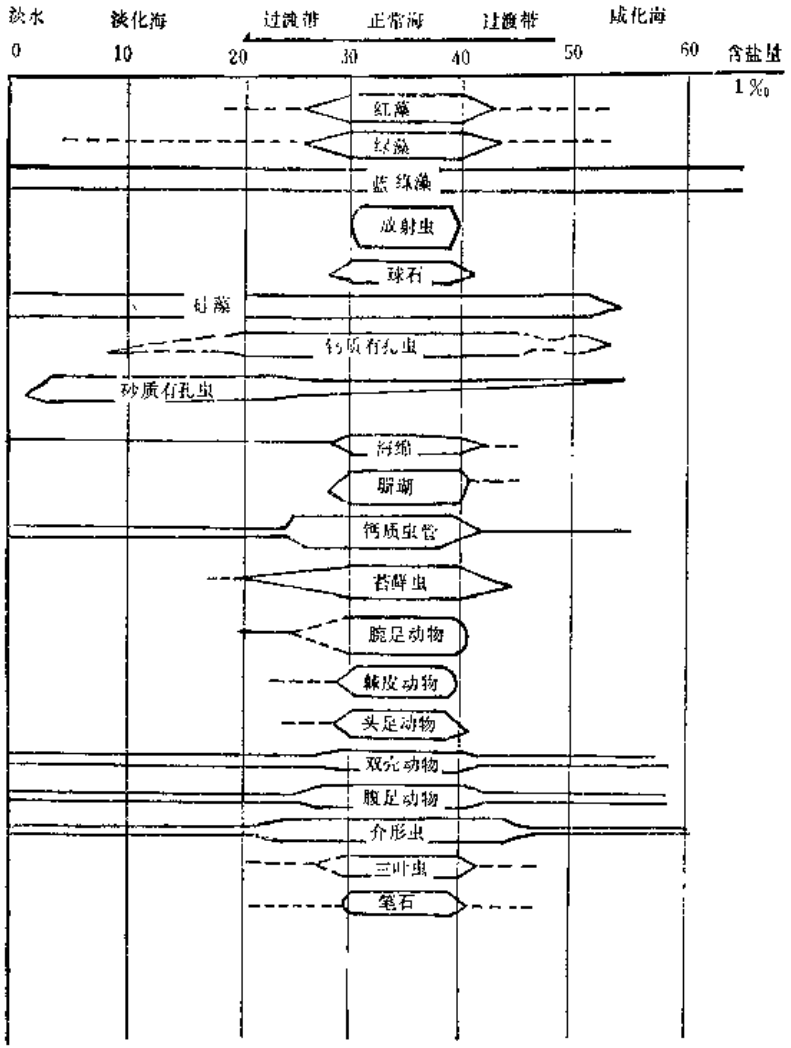


图 5—1　海生主要无脊椎动物和藻类化石与盐分的关系

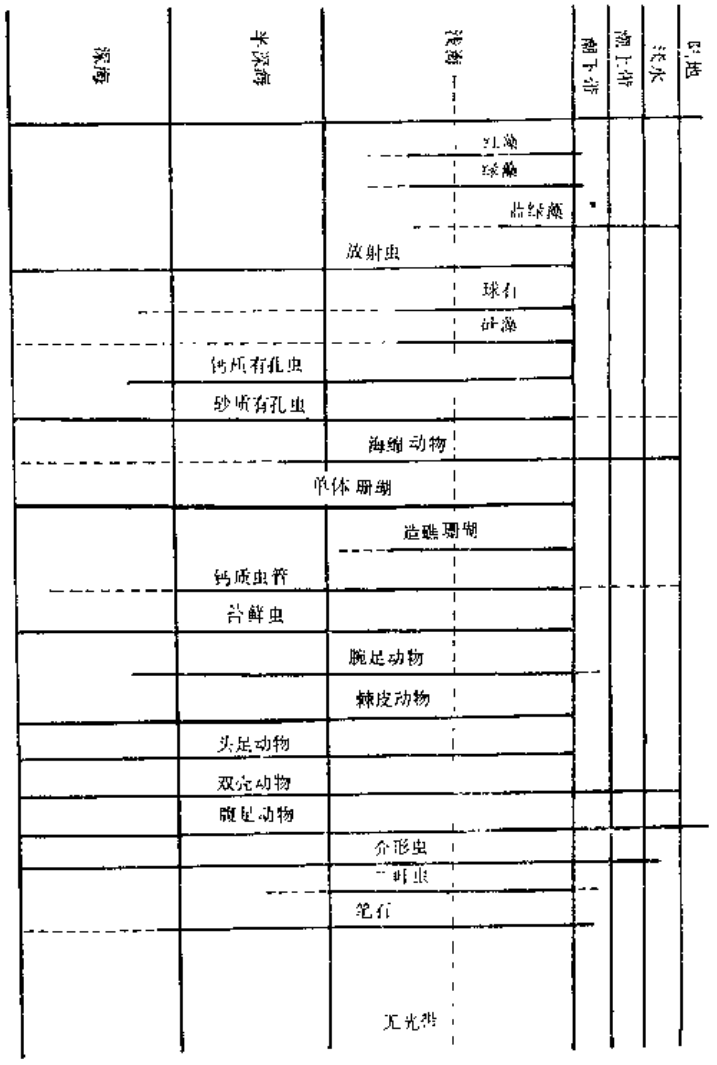


图 5—2　主要海生无脊椎动物和藻类化石分布与深度的关系

二、海洋环境分区和海洋生物生活方式

（一）海洋环境分区

现代海洋环境分区和其中的生物群常被用于地质工作和古生物地层工作中解释古沉积环境的标准。现代海洋环境根据深度（图 5—3）（图 5—4）划分为：

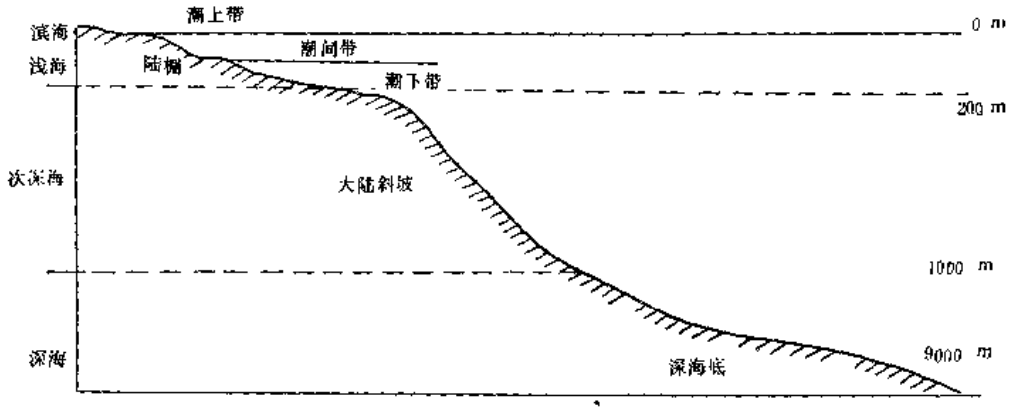


图 5—3　海洋环境分区切面示意图

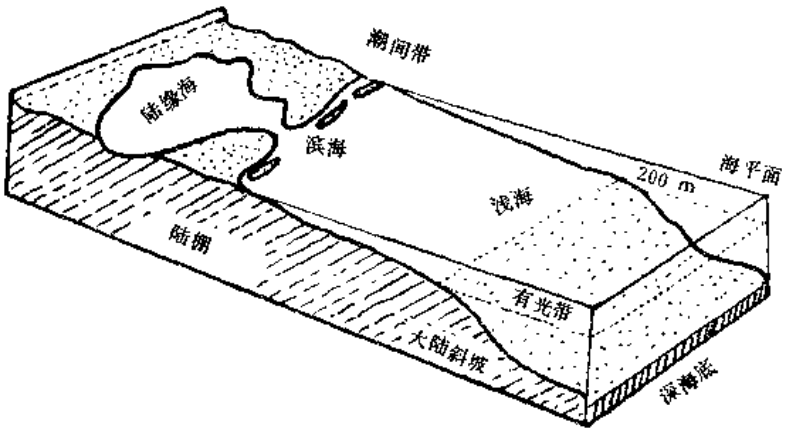


图 5—4　海洋环境模式图

1．滨海区　位于海岸附近的高潮线和低潮线之间，故又称潮汐地带或潮间带，由于潮水涨落经常被海水淹没，地形比较复杂，邻近大陆可以有海湾、泻湖、河口、三角洲、岛屿等地形变化。由于滨海区地处高能动荡的自然环境，经常有波浪和潮流作用，含盐度、温度和光线昼夜都起变化，因此生物比较贫乏；但滨海地带有其特殊的生物种类，它们或具有坚硬的外骨骼（硬壳），或牢固的附着生长在岩石上，或在沉积物中营钻孔或潜穴生活，以躲避风浪的侵袭。多数躲在孔穴内以水中悬浮的微生物为食。

2．浅海区（0—200米），从潮汐地带向下到大陆架与大陆斜坡交界处，被海水覆盖的区域。海底地形比较平缓，海水不深，为陆缘浅海区，波浪作用占主要地位。浅海区的上部（一般 50 米以上）阳光充足，藻类繁殖，50 米以下的浅海区阳光减少，以致照射不到，极少藻类生长或完全没有藻类。

浅海环境含盐度变化不大，一般正常海含盐分千分之三十左右。含氧充足，温度只受季节影响，上部偶受波浪的搅动，水层下部除风暴以外，经常稳定，因此浅海生物群比其

他各区都较丰富，多为底栖爬行或固着生活。这里的生物都适应正常盐分，如珊瑚，腕足动物，头足动物和棘皮动物等等。它们中的多数以水中悬浮的微生物或者从海底沉积物中摄取有机质为食，有的兼取上述两种摄食方式生活。在动物群中有以其他生物为捕食对象的肉食类如头足动物，棘皮动物（海星）等，也有专门以死亡尸体为食物的腐食动物。在浅海带上部有以藻类碎屑为食的草食动物等等，种类很多。

3．次深海区或半深海区，（自 200 米—1000 米左右），从陆棚边缘向下到大陆斜坡向深海底处。海水平静，温度、含盐度经常比较稳定，含氧量稍低，常有浊流沉积，由于光线不能达到，没有藻类生长，底栖生物以腐食类为主，主要以水层上部落下来的生物尸体为食，或以沉积物中的有机质碎屑为食。

4．深海区（深度超过 1000 米至 1700 米以下）大陆斜坡以下至深海底部，或平坦，或为深海沟及海底山脊。是一个黑暗，寒冷（2°——10℃）的深渊。深海底层沉积由上部降落的碎屑物质微体生物碎壳组成，沉积速度异常缓慢（每千年约数厘米），经常被底部浊流冲涮搅动而再沉积。

经现代深海勘探证明深海动物群类别和面貌与半深海或浅海区相似，但种群密度和群落构造有显著差别。其动物群的数量锐减，都以适应黑暗寒冷的深海环境为特征。许多鱼类，甲壳类的眼睛消失，代之以细长的触角和鳍，常能发光发电。它们普遍缺乏易溶解的碳酸钙骨骼，多以食海底淤泥中的有机物为生，或以腐败的尸体和细菌为食。

（二）海洋生物的生活方式或生态类型

海洋生物按照它们的生活习性和居住地点（生境）可以划分为以下几类：

1．底栖生物　生活期间离不开海底的生物。又可分作表生生物和内生生物，前者居住在海底表面，后者居住在沉积物内部，营掘穴或钻孔生活。底栖生物沿海底爬行者称底栖活动生物，固着在海底不能活动的称底栖固着生物。

许多海洋底栖生物，由于长期适应相似的环境，身体结构发生非常相似的趋同现象，例如许多底栖固着生活的动物，象海百合、海蕾、海林檎等，由于不能移动，靠水流被动地觅食，视觉完全退化，并生成类根、茎、腕、萼等构造，外观和植物极其相似。

另外一些起源不同的门类，例如海绵动物、四射珊瑚、部分软体动物和少数腕足动物由于适应底栖固着生活，都演变成辐射对称或似辐射对称的圆锥体（图 5—5）。

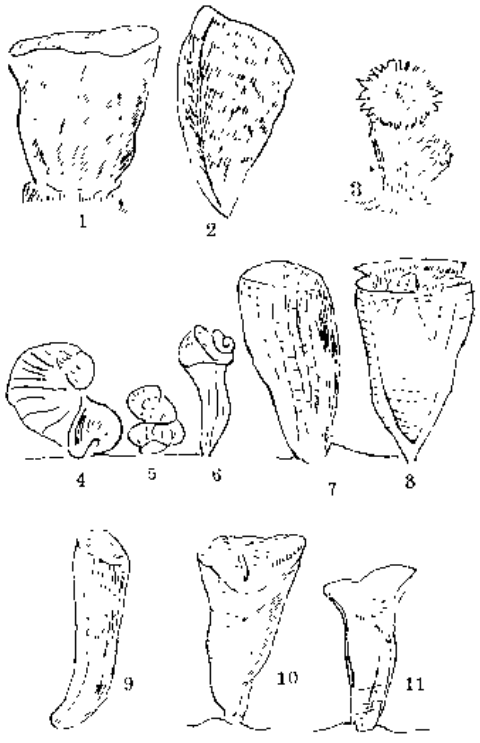


图 5—5　各种圆锥形底栖生物

1—海绵；2—四射珊瑚；3—六射珊瑚；4—8—几种软体动物；　9—须足动物；10—11—腕足动物李希霍芬贝

2．游泳生物　具有游泳器官，能够在水中自由游动的生物，例如各种鱼类、头足动物、海龟、还有许多海生脊椎动物（图5—6）。

许多不同门类的脊椎动物由于长期适应快速游泳的生活方式，也在外形上出现非常相似的

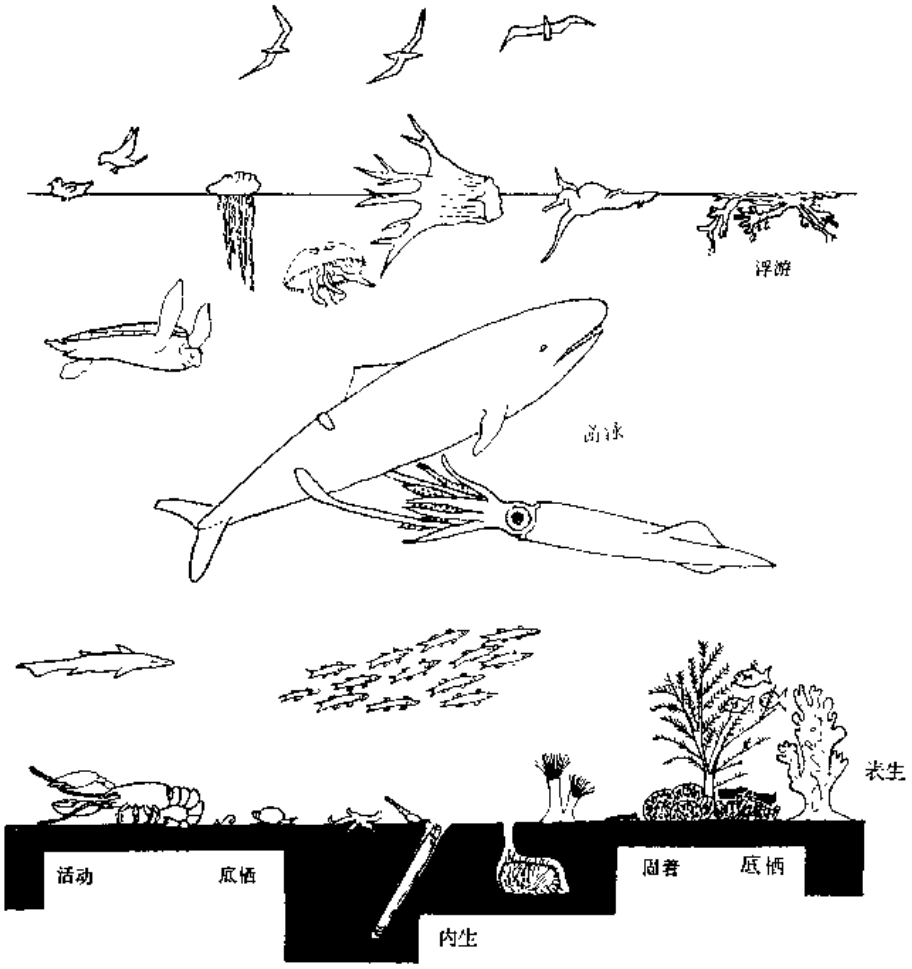


图 5—6　海洋生物生活方式示意图

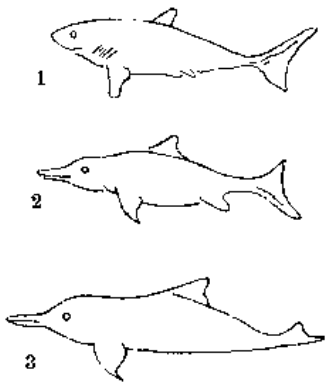


图 5—7 快速游泳生物形态的趋同
1—鲨鱼；2—化石鱼龙；3—海豚

趋同现象，例如鱼类的鲨鱼，爬行类的鱼龙化石，哺乳类的海豚都具有鱼雷一样的身体，前肢变成桨状游泳鳍（图5—7）。

3．浮游生物　海水中大部分微体生物，没有游泳器官，随波逐流的漂浮在水中，它们往往夜伏昼出，白天上升到有阳光的表层。适应浮游生活的生物大多变成盘形、球形、条带状、分枝状等等。还有些浮游动物，体形如伞无色透明，比重很轻或产生水压器官，如水母等。有些底栖生物固着在能浮游的动植物体上营假漂浮生活，如甲壳动物茗荷儿等。

三、大陆环境分区和陆生生物

（一）大陆环境分区

可分陆地环境、河流环境和湖泊环境。

1．陆地环境　包括山岭、丘陵、平原及低地等。由于绝大部分高于海平面，主要都是受剥蚀的地区。

2．河流环境　包括各个水系的主干及支流河床、河岸及河口三角洲等，河流水系发育的地区一般气候潮湿，土壤肥沃，动植物丰富。

3．湖泊环境　包括含盐度不同的咸化湖泊，淡水湖泊以及滨海的泻湖、沼泽等。其中所含生物化石，根据生成环境不同而异。

大陆环境分区最主要的控制因素是气候、湿度、纬度、海拔高度和地貌。

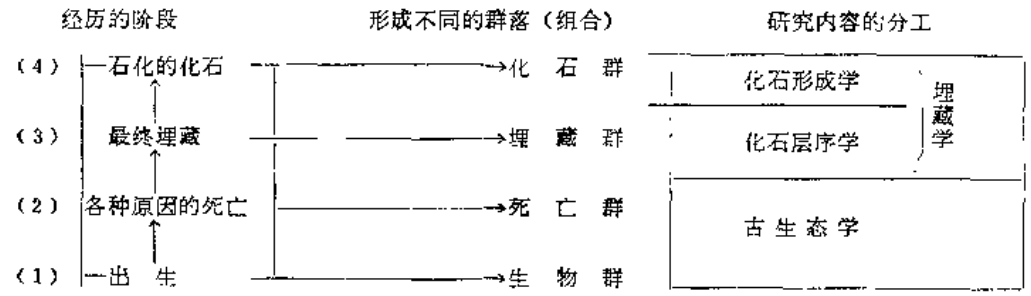
（二）陆生生物

大陆上的生物统称陆生生物，其生活方式和海生生物一样，有底栖固着的如高等植物；有底栖活动的如牛、马、猪、羊等哺乳动物以及无脊椎的蚯蚓、蚂蚁等等；有游泳的如河流、湖泊中的鱼、虾等等；有浮游的如河湖中的藻类及微小的浮游动物；在大陆上还有空中飞翔的生物如鸟类及昆虫等等。陆生生物虽也种类繁多，丰富多采，但因其生活环境大部分是受剥蚀的地区，接受沉积的地区较少，所以各地质时期的陆相沉积远不及海相沉积分布广泛，陆生生物保存成为化石的机会较少，因此化石远不如海生生物的多。其化石主要保存于湖泊、沼泽及河流沉积中，此外，在陆地上的山麓堆积、风成黄土以及古石灰岩溶洞以及裂隙内的洞穴沉积中也保存一些陆生生物化石，特别是洞穴沉积中常常保存着珍贵的脊椎动物化石。

四、生物的死亡，埋藏和形成化石的过程

（一）化石形成的过程

要了解地史时期生物和其生活环境的关系，必须先从生物怎样变成化石谈起。地层中的化石是经历了相当漫长而复杂的地质历史才形成的。其形成过程大体上可划分为四个阶段：出生、死亡、埋藏和石化。现列表详述如下：



1．生物群（Biocoenose）指生活在一个共同环境，彼此密切相关的一群生物。它们在生活时期受共同的环境因素和生活条件的控制。

出生在同一个生物群的生物，由各种彼此相关的动植物所组成，它们由于适应了这个共同的环境，不断地繁殖和发展，同时又由于自然衰老、疾病侵袭、彼此伤害及自然选择作用的影响等种种原因，而不断地死亡。恢复古代生物群的研究任务属于古生态学。

2．死亡群（Thanatoocoenose）　由于各种原因而死亡的尸体堆积称为尸积群或死亡群。死亡群可能属于同一个生物群，也可能包括几个生物群死后的尸体，现代海滨介壳滩或冲涮到河口附近的生物尸体堆积是死亡群的典型实例。对死亡群的沉积、分布及其与地

质作用的关系的研究已经形成一个独立的学科，称为化石层序学（Biostratonomy）。

3．埋藏群（Taphonocoenose） 死亡群往往经过一定的损失（外力作用的风化破坏、搬运过程中的破碎及溶蚀或被其它动物所吞食等等），还可能与其它群落的死亡群相混杂，然后被沉积物覆盖形成埋藏群。埋藏群和死亡群或生物群很不相同，即便是生物群就地被沉积物覆盖所形成的原地埋藏群，也会有一些成分损失掉，不能全部保存，例如许多没有硬体的生物，死后很快就因细菌的侵蚀而腐烂，绝大部分不能形成化石。经过搬运的异地埋藏群损失就会更大。研究从死亡群经过埋藏到形成化石的作用及过程的学科称为化石形成学（Diagenetic Study of fossil）。

4．化石群（Oryctocoenose） 埋藏群和周围的沉积物同时经过成岩作用的变化形成化石群。化石群的成员和埋藏群没有区别，但经过地下水的矿化作用或其它地球化学作用以及岩层的变质作用等改变了生物遗体的物质成分，从而形成了石化的化石群。

在习惯上把生物死后到变成化石的整个过程都归入埋藏学的研究范围。

由以上过程可以看到，要想恢复地史时期生物群和其生活环境原来的面貌，必须先研究埋藏过程中的一系列变化。

（二）原地埋藏和异地埋藏

从地层中发现一个化石群，对其进行古生态学研究的时候，首先应该判断它是原地埋藏还是异地埋藏，一般情况下，除去礁相沉积或类礁相的沉积属于原地埋藏以外，对于那些游动、爬行、漂浮的生物是不容易判断其是否原地埋藏的。

从原地埋藏到异地埋藏大体可以区别出四种类型的化石群。

表示搬运速度增强 ↓

原地埋藏

（1）化石群或原地化石群 化石群的成员与原来当地生物群的成员一致，几乎全部未经移动，保存着原来生活的位置。说明原来的生物群全部就地埋藏下来，形成了化石群。

（2）残留化石群 原来生物群中的成员大部分保留着原地生活的状态，一小部分被搬运走了，因而消失。

异地埋藏

（3）混合化石群 大部分成员属同一生物群，并未经搬运，但混入了部分搬运来的生物，其中有同时的和不同时而再沉积的。

（4）搬运化石群 全部经过搬运，可能来自几个同时代的生物群。

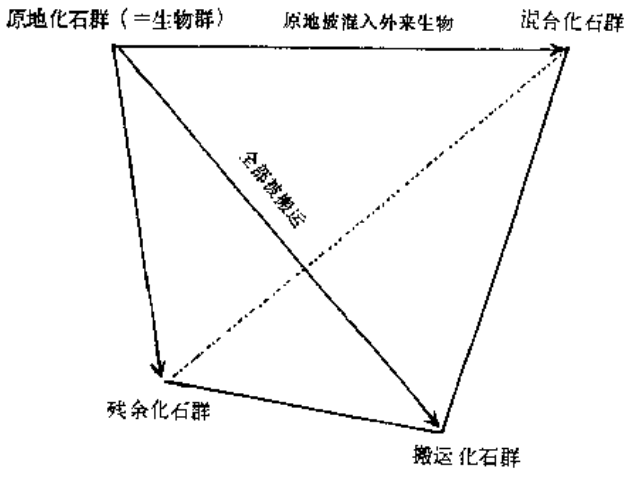


图 5—8 四种不同类型的化石群的相互关系

现用几何四面体表示四种化石群的相互关系（图5—8）。

经过分析以后大部分化石群都可以纳入四面体的范围。对恢复古生态环境来说，原地化石群和残留化石群因为化石未经移动更为有用，可以提供大部分有关生活环境的资料。搬运化石群和混合化石群却对研究古地理环境更为有用，因为从它们的特征可以推知搬运动力（主要是水流）的强度、方向、沉积来源和能量大小等等。除去混合化石群外，其它三种类型均有重要的生物地层

学意义。

要判断原地埋藏和异地埋藏，首先应当仔细地进行野外观察并收集资料，认真地加以分析，辨别原地埋藏和异地埋藏的主要标志如下：

1．化石保存的完整程度　原地埋藏的化石群很少受到破坏，骨骼保存完整，细微构造未遭破坏，关节及铰合衔接没有脱落，表面无磨损现象。例如山东山旺中新世硅藻土层纸状页岩中的玄武蛙（图5—9）及中新蛇化石等，不仅有完整的骨骼，且有皮膜印痕，在同一地点还有小蝌蚪化石，其它如蝙蝠及蝴蝶化石，大多保存完整，栩栩如生。又如华南早石炭世大塘阶上司组保存的腕足类*Delepenia comoides* Sowerby、四射珊瑚单体和笛管珊瑚共生的原地埋藏化石群（图5—10）。

异地埋藏的化石群，保存不好，个体多破碎，硬体的各部分因经搬运而分散，磨损。往往由于重力分选而仅保存某一部分，例如某些动物的双瓣壳往往两瓣分离，并按大小分选仅留下一瓣堆积成层；又如三叶虫的头、胸、尾节分散保存等。

2．个体按大小分选分布　原地化石生物群，如个体大小极不一致，表明包括不同生长发育阶段的个体，从中往往可以看到同一种生物自幼年期到老年期个体变化。异地埋藏经过水流分选，往往同样大小的化石埋藏在一起，但在混合情况下，外来化石可能经过分选，但和原来的生物群混合后，大小亦不相同。

3．壳的分散性　原地埋藏的双瓣壳化石，或双瓣闭合，或分散保存，这和生物生活时两瓣的铰合牢固与否有关，但分散的两瓣一般都在同一地点保存下来，二者比例大致1:1；异地埋藏则两壳比例极不一致，甚至仅见其中的一瓣而缺少另一瓣（图5—11）。

图 5—9　山东山旺中新世玄武蛙
（原地埋藏）

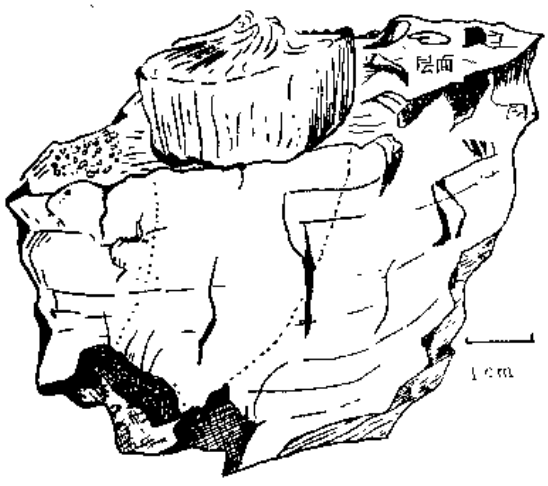


图 5—10　湖南邵阳下石炭统石蹬子石灰岩中四射珊瑚和笛管珊瑚原地埋藏

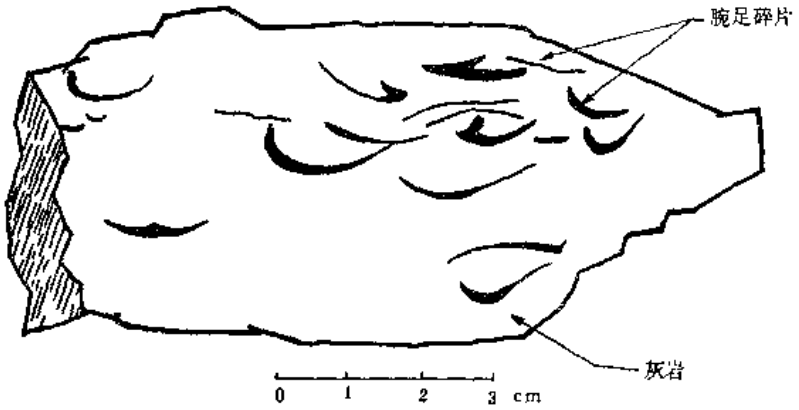


图 5—11　异地埋藏的腕足动物碎壳、贵州下石炭统上司组

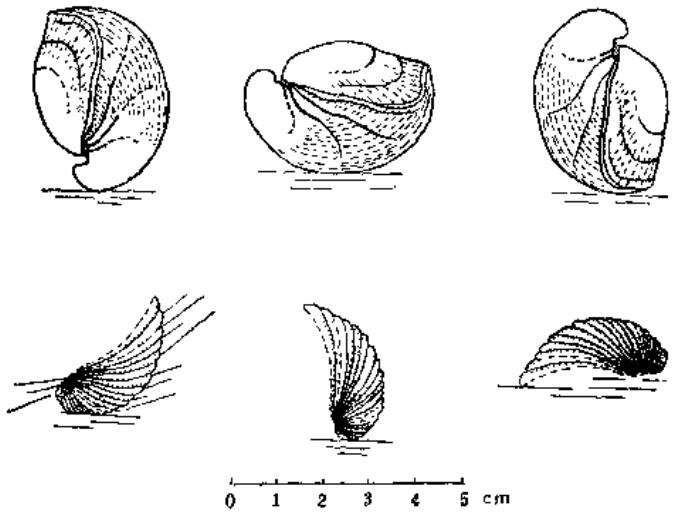


图 5—12　腕足动物的埋藏示意图

上排以肉茎附着的分喙石燕；下排以刺固着的轮刺贝；左正常，中稍移动，右经过搬运

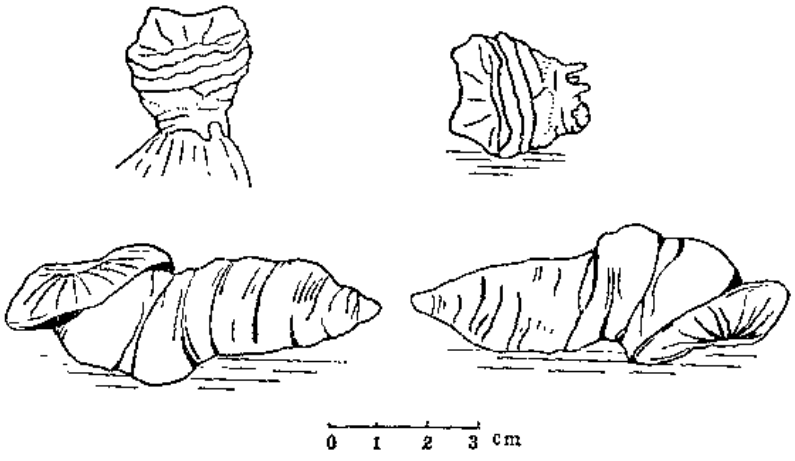


图 5—13　单体四射珊瑚的埋藏位置示意图

左上左下正常生长位置，右上右下经过搬运

4．原来生态类型和化石在岩层中的保存位置　原地埋藏往往保持生物原来生活时的位置，或者稍有变动。异地埋藏不保持生物生活时的位置，且常出现一些不合理的情况，例如大量的珊瑚萼部朝下，许多腕足动物背壳朝下，腹壳朝上（图5—12、图5—13）等等，和原来生活时的位置完全不同。

5．其它　经过古生态分析或与现代生活类群对比，证明原地埋藏的化石群的种群组合与环境特征是一致的，例如围岩反映浅海沉积特征，化石群也是典型的浅海种群组合等等。异地埋藏的化石群往往有显然是外来的生物参加，例如大部分属正常浅海生物，却混杂着陆生脊椎动物和植物的化石，后者可能是近岸河口冲涮搬运来的，这样就构成混合化石群。

五、古生态学的地质学意义

从前面所讲生物与环境的关系可以看出，生物从出生到死亡，终身受着环境因素的控制；反之生物的存在及其一切生活活动又对其生活环境发生影响，直至生物死后到保存成为化石的全过程，也摆脱不了与环境的关系。因此，要研究各地质时期的古环境，就必须比较全面地了解其化石群，反之对古环境因素的研究，也可以帮助我们更好地了解各时代的化石群。研究生物与其生活环境的关系的学科称为生态学（Ecology）；研究古生物与其生活环境的关系的学科则为古生态学（Paleoecology），它们已分别成为生物学和古生物学的独立分支。古生态学在地质实践和理论研究方面具有以下几点重要意义：

1．研究古生物的系统分类需要门类古生态学的基本知识。古生物化石的系统分类主要是根据一定的形态特征。当划分科、属、种等基本分类单位时，如何正确评价这些基本构造的功能和作用，乃是重要的研究课题。特别是对那些已经绝灭生物的形态特征和基本构造的阐明，往往和其生活方式，生活环境相联系。脊椎动物的牙齿类型和它们的食性密切有关。腕足动物中壳上长刺的长身贝类和壳上完全无刺的石燕类或穿孔贝类生活方式各不相同。从生态的角度来看，由于生活特点而引起的某些特征的异常或畸形发展是不能当作分类依据的。例如由于居住过密或由于固着生长而引起腕足动物的壳形扭曲，一个侧翼和另一个侧翼相比长短不一等等都不是种属的鉴定特征。

2．研究古生物的发展与进化有赖于古生态学为之提供资料，例如物种形成和绝灭的速度与环境的关系，应当和古生态学相结合研究。又例如马的演化和第三纪早期大陆上升，草原广布分不开；古老的笔石动物从底栖固着生活，向漂浮的生活方式转变都是和古生态研究而得知的。生物的生活方式和习性特点在地质历史中的变化也是古生态学研究的范围，例如混身长毛的玛猛象和披毛犀的发生和第四纪的冰川寒冷气候有关，而现代象和犀牛只限于热带密林中生活。

3．古生态学的研究可以提高地层划分对比的准确性。特别是同时异相地层的对比，更需要了解生物的生态资料。同时代的地层形成于不同的地理环境，可以有海洋沉积的浅海相，深海相；大陆上沉积有河湖相、冰川相等等，而不同的环境生存着不同的生物群。因此，同时异相含有不同的化石门类，它们之间的相互比较，首先弄清楚彼此不同的生态环境，这种方法，目前称为生态地层学（Ecostratigraphy）。

对于那些缺乏生物遗体化石的地层，古生态学可以通过对遗迹化石的研究，解决其划

分和对比问题。

4．利用古生物学、沉积岩石学、地层学及其它地质学方面的资料推断古地理和古气候情况时，必须依靠古生态学的研究，因为阐明古沉积盆地中水的深浅、含盐度的变化、含氧量的大小、水流的方向、水动力的强弱和各种生物的生活情况等等，都是古生态学研究的课题。例如寒武纪后期，中国华北地台上发育着正常浅海的环境，岩性以浅水碎屑岩（页岩等）及鲕状灰岩，竹叶状灰岩或薄层生物碎屑岩为主。经常见有波浪，鲕粒，食盐假晶和泥裂，这种浅海环境相应的是底栖爬行的各种三叶虫为主，偶有无铰纲腕足类舌形贝和海绵骨针，这都证明是海水很浅的近岸沉积环境。相反的例子是我国华南泥盆纪中、晚期在广西南丹附近曾经存在过深水沉积，从广西南丹向贵州的火烘均发育黑色泥岩及硅质岩，厚度巨大，其中动物群以漂游生活的菊石和竹节石为主，三叶虫以游移的类型为主，底栖生物很不发育，代表远岸深水宁静的环境，局部底层可能曾经出现过还原环境，因此不适宜底栖生物生活。

以上说明古生态学的研究对恢复古地理环境和确定各种沉积矿产的找矿方向是不可缺少的工作。

第六章　古生物学资料的利用

第一章中分析了古生物学和生物学、地质学的关系，指出古生物学担负着为生物学和地质学服务的双重任务，意思是古生物学的资料除利用于充实、发展和提高本学科外，还用于生物学和地质学的理论研究与生产实践，对促进生物学和地质学的发展起着重要作用。反之，古生物学的发展和提高又有赖于生物学和地质学的帮助。

为什么古生物学和地质学的关系这样密切呢？原因在于古生物学乃是广义生物学的一部分，古生物乃是地质时期的生物。一切生物都是生物界历史发展的产物，又是地壳生物圈空间发展的产物，古生物发展的历史是生物界系统发育的组成部分，又与地壳发展的历史是统一一致的。

基于上述原因，每一种古生物和现代生物一样，在其生存期间，都处于两种地位，系统发育中的历史地位和生物圈中的空间地位，前者指生物在生物界自然分类系统中的位置；后者指生物所处的生活环境。每个物种都在其习性、行为、身体的形态和构造上具有反映这两种地位的特征。例如鲸鱼外形似鱼，前肢鳍状，后端为尾，这是反映它空间地位的特征，说明它是生活在水中游泳的；它的体温恒定，用肺呼吸，幼鲸胎生，以乳汁哺育仔鲸，这是反映它历史地位的特征，说明它在动物界系统发育中属于脊椎动物的哺乳类。对于古生物，问题比较复杂，因为化石一般只保存了硬体，特征不全，有些古生物已经绝灭，不能直接观察，只能根据残缺的特征，运用形态功能分析，共生化石群的特点及与现代生物类比，求得结论。例如，生存于晚古生代和中生代的菊石，白垩纪末已经绝灭，根据其化石壳的形态和构造，进行形态功能分析，认为可与现代的鹦鹉螺对比，系统分类位置应属软体动物门的头足纲，是海洋中游泳的动物，在地层中和它共同发现的以珊瑚、腕足动物、有孔虫等类化石为主，这三类在现代海洋中都有后代，进一步证明菊石的生活环境是海洋。我们就是根据对各类古生物历史地位和空间地位的综合研究，探讨和解决一些有关的生物学和地质学问题。古生物的历史地位又比现代生物的多一层意义，除去在生物界系统分类中的地位外，还有在地层中所处的层位，层位反映它们在地质历史上存在的时期，由于生物的起源和发展是地球历史发展的产物，所以这两种历史地位是没有矛盾的，要阐明生物界发展进化的历史，还必须查清各类古生物出现和生存的时代。

一、古生物学资料在地质学中的应用

（一）地层系统和地质年代表的建立

古生物学资料最早是用于研究地表出露的地层。早在十九世纪，基于地质学家们为时数十年的努力，根据“层序律”和古生物化石，确定了从古老的基底杂岩到第四系的地层顺序，建立了地层系统（界、系、统）。这一地层系统实际上是一套关于地质历史的系统记录，虽因经历了漫长的地质时间，屡遭变故而残缺不全，基本上能够反映历史的真面目。

地质学家们又发现地层层位越高所保存的化石类别越多，化石的构造越复杂，所代表的古生物类别也越高级，反映出古生物从少到多，从简单到复杂，从低级到高级的进化规律，整个发展进程中又有若干阶段性的突出变化，根据这些现象，他们通过反复实践，将形成这套地层系统所经历的时间划分为几个大的阶段。以海洋无脊椎动物和高级藻类植物为主，低级脊椎动物无颌类及高等植物的裸蕨类出现的阶段为早古生代；以海洋无脊椎动物为主，脊椎动物向陆地侵进（从出现于早古生代的无颌类逐步演化出鱼类、两栖动物及原始爬行动物，如总鳍鱼、坚头类及兽形类等）和植物占领陆地（从裸蕨发展到蕨类、种子蕨类及原始裸子植物）的阶段为晚古生代；爬行动物的恐龙类盛极一时，裸子植物大发展，鸟类、哺乳类及被子植物出现的阶段为中生代；哺乳类和被子植物大发展的阶段为新生代，人类在新生代的末期出现。古生代以前巨厚的地层中最初没有找到化石，由于大量无脊椎动物化石突然出现于古生代初期的寒武纪，并且以构造比较复杂的三叶虫为主，故推测在古生代以前很久，生物已经出现，可能因为不具备保存的条件而没有留下化石，因而将形成这套地层所经历的时间，按岩层变质程度划分为太古代和元古代。每个代划分若干个纪，纪相当于一个系的形成所经历的时间，从古生代开始，以后的各代目前都有了国际公认的统一分纪，纪以下分世，世下分期。如早寒武世早期，晚奥陶世晚期等，世和期一般分早、中、晚或早、晚。一般说来，代是用动物或植物的某些纲或目的演化阶段进行划分的。如节肢动物的三叶虫纲，原生动物门的鞭毛均限于古生代。纪是利用动植物的某些科或属以及植物的属或种之出现和绝灭来划分的；世是根据动物的亚科或属以及植物属种划分的。期的划分一般用化石带，亦即动植物的某些属种的出现或绝灭。这样就构成了与地层系统相适应的地质年代表（表 6—1）。地层系统的划分和地质年代表的制定为确定 地层时代，划分及对比地层建立了统一的标准，为地质学的理论研究和生产实践创造了根本条件，是促进地质科学发展的一件大事。

必须指出，根据古生物进化阶段制定的地质年代表只能反映地层系统的相对年代关系，本世纪以来，由于放射性年龄测定方法的创立和提高，才使各个代和纪有了它们的绝对时间值，例如古生代大约开始于六亿年前，延续时间约三亿七千万年，泥盆纪大约开始于四亿年前，延续时间约五千万年等等。

根据地质学和古生物学近期的研究，在非洲南部距今大约 32 亿年前形成的无花 果 层中发现的原核单细胞的细 菌化石，是迄今已知最 古老的生物遗迹。在我国北方 12—14 亿年前的地层中找到了属子真核生物的藻类化石，我国南方湖北宜昌秭归一带和陕南宁强等地约 6—7 亿年前的岩层中保 存了海绵骨针及一些小型带壳的无脊 椎动物化石。在苏联西伯利亚地区发现的文德动物群 和澳洲南部的埃 迪卡拉动物群也都是 6—7 亿年以前的古生物，都以不具硬体的腔肠动物水母类印痕为主，这些事实充分证明，过去推测早在寒武纪之前生物已经出现是完全正确的。近期以来，据放射性 绝对年龄测定 还有早于 32 亿年以前的，尚未发现化石的岩层。根据化石所揭示的生命起源和初期发展阶段，从地球形成到寒武纪前的地质历史又分三个代，即冥古代，尚无生命现象；太古代，生命现象开始出现；元古代，从原核的菌类及蓝藻等植物发展到真核的多细胞裸露动物（表 6—1）。具有 硬体如介、壳等的动物出现于元古代末期至古生代初期。

（二）确定地层时代及划分和对比地层

地质年代表和地层系统是确定地层时代和划分地层的统一标准，进行这一工作主要采

地质时代、生物演化简表　　表 6—1

地质时代			同位素年龄(以百万年计)	生物演化阶段（高等类型出现）
			现在	
新生代	第四纪	全新世	0.01	人类出现
		更新世	2	
	晚第三纪	上新世	5	近代哺乳类出现
		中新世	22.5	
	早第三纪	渐新世	37.5	
		始新世	50	
		古新世	65	鲸类出现
中生代	白垩纪		110	被子植物、浮游钙藻出现
	侏罗纪		195	鸟类哺乳类出现
	三叠纪		230	蜥龙，鱼龙出现
晚古生代	二叠纪		280	兽形类、裸子植物出现
	石炭纪		350	坚孔类、种子蕨、科达类出现
	泥盆纪		400	总鳍鱼类、节蕨、石松、真蕨植物出现
早古生代	志留纪		440	裸蕨植物出现
	奥陶纪		500	无颌类出现
	寒武纪		600	硬壳动物出现
元古代	晚	震旦纪	800	不具硬壳动物出现
	中		1000	多细胞动物、高级藻类出现
	早		1800	真核生物出现（绿藻）
太古代			2700	原核生物出现（菌类及蓝藻）
冥古代			3800	生命现象开始出现
			4500	

用对比的方法。岩层中化石生物群的面貌、岩性及反映地壳构造运动的沉积旋迴和岩层接触关系是对比的三项主要根据。凡含有化石的岩层，则以古生物特征为首要依据，运用古生物学的原理和方法进行研究，经过长期实践经验的积累，目前已经发展了一门专门从事这类研究的独立学科，称为“生物地层学”。

用生物地层学方法对比及划分地层，应该综合考虑地层中各个门类的化石，方能比较符合实际地了解各地质时期生物界的总貌，从而总结其进化规律，划分其发展阶段，作为划分地层的根据。同时也应该注意到，每个地质时期的古生物中总有一些类别比较丰富，并且形态构造特征清楚，阶段性变化明显，在连续发展的各个较小阶段中总有一些属种绝灭，新的属种发生，同时地理分布广泛，也就是说在多数不同地区的同时代地层中都能找

到。通常把具备这些条件的化石称为“标准化石”，代表多样性大，进化迅速，适应性强，生活领域广阔的古生物，例如三叶虫，在古生界各系中都有它的化石，特别是在寒武系各个层位中所保存的属种不同，相同的属种在同一生物地理区中分布广泛，层位稳定；又如奥陶纪、志留纪的笔石动物，石炭纪和二叠纪原生动物中的鏈类都具备标准化石的条件。由上述例子可以看到，不能把标准化石单纯理解为个别重要的属种，以三叶虫为例，如果针对古生代而言，整个三叶虫纲都是标准化石，针对各个系或统而言，也许只有三叶虫纲的某些超科或科具备标准化石的条件，如果进行更细的分层，则标准化石只能是少数属种。利用标准化石对比和划分地层是快速方便的办法。因此在综合研究各门类化石的基础上，应当选择标准化石作为主要标志。但必须看到标准化石在实际应用中的缺点和局限性。首先，具体到每一种生物，往往发生于个别最适宜的环境，然后再向其它地区迁移而达到广布，生物的生活方式不同，迁移的速度很不一致，又由于地表各处自然环境发展的不平衡，已经广布的生物在不同的地区其发展也不可能平衡，相同的属种在不同的地区出现和发展的时间可能很不一致。虽说多数情况下，生物迁移所需的时间和各地区生物发展不平衡所产生的时间差异，和地质时间相比，往往可以忽略不计，但也必须针对具体情况进行具体分析，不应单凭少数相同的标准化石，简单地确定不同地区地层的同时性，特别是通过细层对比进行详细分层，简单化的办法容易导致错误的结论。其次，由于化石记录的不完备性，个别标准化石在某些地层中没有发现，可能是没有保存下来，因此单凭标准化石对比，很难正确地确定这类地层的时代。第三，在化石丰富的地层中，可能几个不同的门类都有标准化石，由于即使在同一环境中各类生物的发展也不平衡，因此如果孤立地根据某一个门类的标准化石进行地层对比和划分，往往会与根据其它门类所作的结论相矛盾，这种矛盾只有在综合研究各类古生物的基础上求得合理的解决。从已知资料看，最有价值的标准化石属于浮游生物，因为它们的分布不受底栖环境条件的限制，其化石可以在多种环境中保存下来，例如奥陶纪和志留纪的笔石，白垩纪和第三纪的浮游有孔虫等。

（三）在研究古地理、古气候方面的意义

前面提到，每种生物在其生存期间都在生物圈中占有一定的空间地位，也就是有一定的生活环境。适应环境的结果，各种生物在其习性行为和身体形态构造上都具有反映环境条件的特征，因而，可以反过来用这些特征推知生物的生活环境，这是利用古生物学资料研究各地质时期古地理和古气候所依据的基本原理。但是化石一般只是古生物的硬体，要了解其软体特征和习性行为，需要就硬体形态和构造进行形态功能分析，与现代生物类比。对于延续到现代的古生物，可以研究其现代代表的生态，来推知它们的行为习性及生活环境。对于已绝灭的古生物，首先须从形态构造方面与现代生物类比，确定其系统分类位置，然后才能作生态方面的类比。这是“将今论古”的现实主义方法，但运用这种方法切不可忽略生物的发展变化，例如棘皮动物中的海百合在古生代是典型的浅海动物，以后渐向深处迁移，现多数栖居深海；藻类植物中的轮藻古生代可以生活于海洋，现代完全进入了非海相水域。因而，若不考虑生物的发展变化，机械地类比，容易导致不正确的结论。

古生物和现代生物一样，其空间地位多种多样，生物圈中各色各类的环境里都有生物生存。因此，阐明了某个地质时期各种古生物的生活环境，就可以推断该时期地表的海陆分布、海岸线的位置以及湖泊、河流、沼泽的范围等等。例如珊瑚、腕足动物、菊石、海胆、有孔虫等都是海生动物，其化石分布范围属于古海洋；陆生植物完整的叶片和根、茎、

昆虫、叶肢介等生活于陆地或淡水，其化石分布的区域属于古湖泊、沼泽或河流；又如牡蛎、有孔虫的某些属种和介形虫的某些属种生活在滨海近岸地带，可以根据其化石分布，推测海岸线的位置。由此可见古生物学资料是重造古地理的重要依据。但化石有原地埋藏的和异地埋藏的，前者是指示古生物生活环境最好的标志；后者只能指示埋藏古生物遗体的环境，二者虽都具有研究古地理的价值，但意义不同，因此，运用古生物学资料研究古地理时，必须首先区别原地埋藏和异地埋藏的化石，同时还应将保存它们的沉积岩结合起来研究，因为沉积岩的成分和结构能够反映其沉积环境的特征，如果化石属于原地埋藏，沉积岩的沉积环境与其所保存的古生物的生活环境是一致的，例如造礁珊瑚的生活环境为海洋，水深不超过 100 米，水温在 18℃以上，海水清澈，水流平静，这种环境里的沉积物则为比较纯净的炭酸钙和各种生物含钙的硬体，如各种介壳等等，因此，如果发现较纯的介壳灰岩中含大量造礁珊瑚化石，可以断定化石是原地埋藏，其分布地区的古地理特点是，温暖气候下，海水流畅平静而清净的浅海。假若在碎屑岩中找到零星的造礁珊瑚化石，就需要考虑一下是否原地埋藏，这种情况有可能是破碎的珊瑚骨骼被海潮带到滨海地区保存下来的，要进一步证实这一设想，最好是仔细研究一下碎屑岩的成分及各种沉积特征。

能够反映沉积环境的岩层沉积特征和反映古生物生活环境的化石特征，综合起来称为“相”，例如：

海相　具海洋沉积特征的岩层加上海洋生物化石，反映此岩层是在海洋中沉积的。

陆相　具大陆沉积特征的岩层加上大陆生物化石，反映此岩层是在大陆环境，如湖泊、沼泽、河流中沉积的。

海相和陆相是简单概略的分法，海洋和大陆又包括多种不同的环境，这些环境所接受的沉积和所保存的古生物化石各异，形成各种不同的相。例如同时代的海洋中，由于海水的深度、温度、盐度和海底性质不同而有厚壳及掘穴生物化石及碎屑岩组成的滨海相、广盐度生物化石和蒸发岩类组成的泻湖相、珊瑚礁及介壳灰岩组成的浅海相，浮游生物碎壳和钙质或硅质粘土组成的深海相等等。大陆上也有淡水生物化石和石灰岩或细碎屑岩组成的湖泊相、植物化石和含煤碎屑岩组成的沼泽相等等。

单纯用沉积学方法所确定的相叫做沉积相；单纯根据化石所确定的相叫做生物相。为了保证相分析的准确性，应进行沉积相和生物相的综合研究。

生物对环境的适应性有广狭之分，适应性狭的生物只能在一种特定的环境中生存，对环境条件的变化十分敏感，稍有改变就不能生存，例如前面提到的造礁珊瑚就是这类生物，找到大量珊瑚礁的化石就说明含化石的岩层的沉积环境是温暖气候下清净的浅海，这种明确指示某种沉积环境的化石称为“指相化石”。某些生物生活在滨海地带，甚至潮间带，它们为了躲避浪潮的干挠掘穴而居，例如腕足动物中的

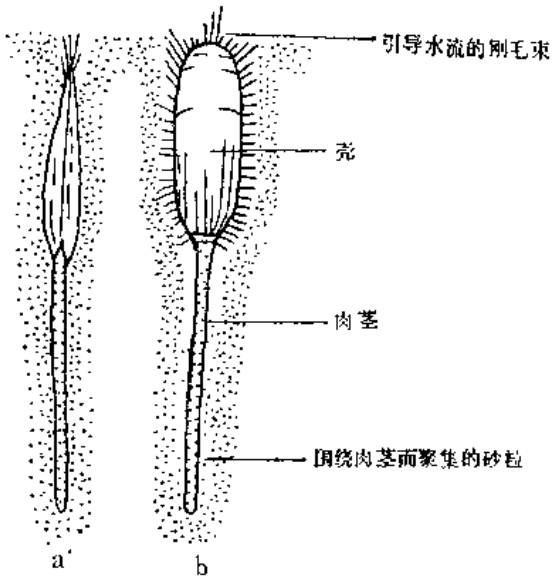


图　6—1 滨海地带掘穴而居的舌形贝
(*Lingula*)

舌形贝（*Lingula*）和节肢动物及环节动物的某些属种，其遗体和洞穴的化石都是指示滨海相的指相化石（图 6—1）。

气候是影响生物生存和分布的重要环境条件之一，不同的气候区生存着不同的生物，故可根据岩层中的化石及其特征，推断其分布地区的古气候，上面所说的造礁珊瑚化石指示 18℃以上的温暖气候；大量植物化石是温暖湿润气候的标志，现代海洋中的有孔虫有分布于高纬度地区的喜冷类群和分布于赤道附近的喜暖类群，在第四纪沉积中发现这两种反映不同气候的类群先后交替出现，可据此研究当时的气候变化，划分冰期和间冰期。

（四）在地球物理学和地球化学方面的应用

由于各学科的相互渗透，边缘科学的发展，近年来古生物学的资料已应用到地球物理学和地球化学方面。

“古生物钟”利用化石上反映生物生长周期的特征计算地质时间和地球自转速度的变化，以珊瑚为素材的研究最为成功。递增式生长的珊瑚骨骼，外表有反映其生长周期的生长线和生长带。韦尔斯（J. W. wells）观察现代珊瑚，发现其一年所增长的骨骼上，约有 360 条横向线纹，认为这种线纹类似植物的年轮，是珊瑚的生长线，两条线的间距是一昼夜所增长的骨骼。在此基础上韦尔斯进而研究泥盆纪和石炭纪的珊瑚，查见四射珊瑚骨骼的外表有粗细两种横纹，乃设想粗纹是年生长周期的痕迹，细纹是日生长周期的痕迹，将前者称为生长带；后者称为生长线（图 6—2）。泥盆纪珊瑚的两条生长带之间约有 385—410 条生长线；石炭纪的珊瑚则约有 385—390 条。据此韦尔斯认为泥盆纪和石炭纪时一年的天数要比现在多。

地球物理学和天文学的计算结果表明，随着地质历史的进展，每一年的天数是逐渐减少的，泥盆纪和石炭纪每一年的天数确实比现在多，其原因在于潮汐摩擦使地球的自转变慢，致使每一天的时数大约一个世纪增加0.0016秒，故而每一年的天数逐渐减少（图 6—3）。

韦尔斯的推断与地球物理学的计算不谋而合，证明利用古生物生长周期所建立的“古生物钟”有其实用意义，如果每个地质时期都能找到象珊瑚这样能够计时的化石，用来研究例如地球自转速度变化等等地球物理方面的课题，比运用地球物理方法更为简单易行。

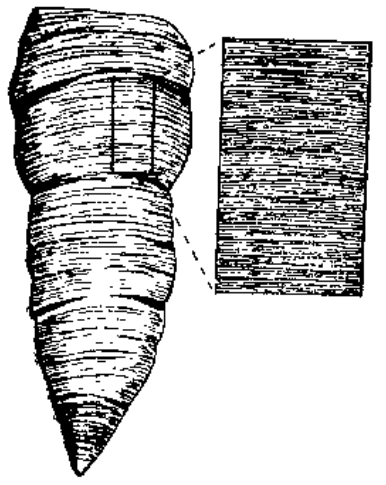


图 6—2　泥盆纪四射珊瑚（*Holophragma calceoides*）的生长带及生长线

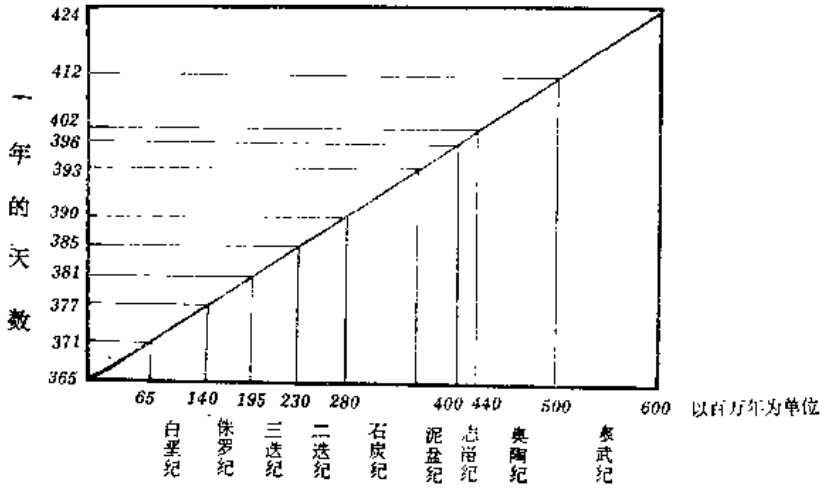


图 6—3　地质时期每年的天数略计
（根据潮汐摩擦使地球自转减慢的比率计算）

同时利用“古生物钟”测定岩层的绝对年龄也比应用放射性衰变的方法简单而经济。因为它不需要同生矿物和共生的岩浆岩。因此，这方面的研究引起了古生物学界和地质学界的重视，目前对珊瑚以外的一些递增生长的古生物化石，如瓣鳃类等，也开始了研究。

古生物学资料应用于地球物理学的另一个重要方面是从化石的变形情况研究岩层的变形。因为对比变形的化石和未变形的化石，可以选出两条或几条直线要素，求取它们之间的夹角，带入一定的公式，能够求得应变椭球体的形状和方向（图 6—4），这是研究岩层构造变形的基础工作。关于其具体方法，因超出本书内容范围，故从略。

随着地球化学的发展，近年来古生物学资料也越来越多地应用于该学科的研究。主要的方面是通过对古生物骨骼的矿物成分研究，分析成岩过程中的地球化学变化。例如海洋无脊椎动物分泌的碳酸钙质骨骼有三种成分，即方解石、高镁方解石和霰石。方解石含镁少于 4%，含镁超过 4%则为高镁方解石，由于结晶格架的原因，霰石从不含多量的镁。生物骨骼中的霰石易被酸性溶液溶解，溶解下来的碳酸盐常常沉淀在附近原始沉积的方解石颗粒或方解石质碎壳之间，成为石灰岩或生物介壳石灰岩的胶结物，其本身也形成方解石晶体。有些钙质砂岩，胶结物为方解石，也是由霰石质骨骼溶解而来的。高镁方解石在一定的环境条件下要变成方解石，分解出来的镁离子可使原始沉积物白云岩化。地质历史上生物骨骼的物质类型变化，可能引起沉积岩成岩作用的变化，据研究，分泌霰石骨骼的无脊椎动物比现在少得多，较大比率的方解石骨骼可能使古生代石灰岩的成岩方式与近期不同。丰富的生物骨骼成为主要造岩物质的例子在地质历史上屡见不鲜。基于上述种种，地球化学工作者在其研究中若不考虑古生物因素，很可能影响其成果的准确性。

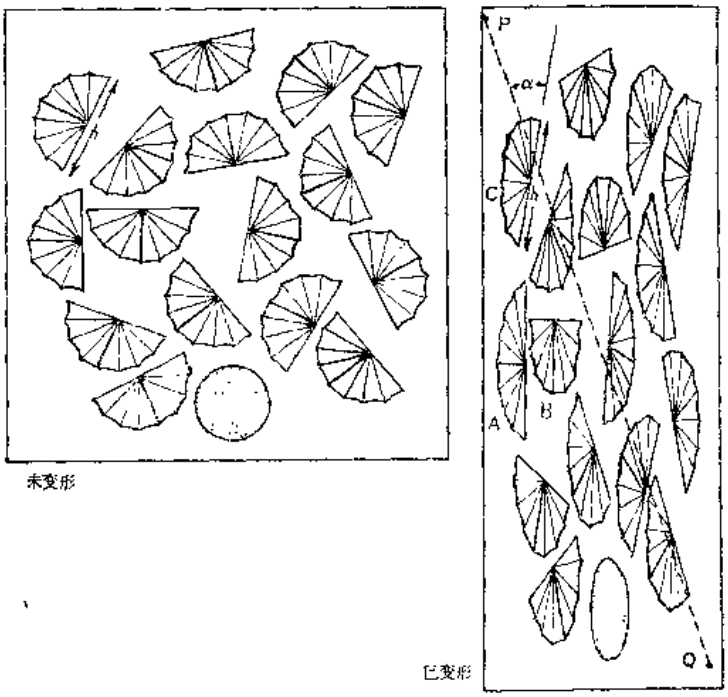


图 6—4　利用腕足动物化石变形求得的应变椭球体形状及方向

二、古生物学资料在生物学中的应用

生命是地球发展到一定历史阶段的自然产物。生物学的研究成果表明，生命起源于非生命物质，生命的发生是地表物质，从无机质演化出有机质的一次质的变化。最早的有机质以最简单的蛋白体的形式存在，没有形成细胞，以后在地球历史发展的过程中，经过原核细胞阶段，演化出真核细胞。原核细胞没有核膜及细胞器，结构简单；真核细胞分化为细胞核和细胞质两部分，前者具有染色体，为遗传中心；后者具各种细胞器，为代谢中心。

原核细胞生物都是单细胞的，原始的真核细胞生物也是单细胞的。

进化论证明，一切生物都起源于单细胞的祖先，真核单细胞生物发生以后，由于自然选择和变异遗传，使他们逐渐改变其有机结构，不断演化出更高级的多细胞生物。动物和植物属于同一起源，但多数学者认为，植物更为原始，最早的植物应比原始的动物先发生，此后动物和植物分别发展，代代相传，循序渐进。从生命起源到今天丰盛繁茂，绚丽多采的生物世界经历了一个从少到多，从简单到复杂，从低级到高级的漫长的进化过程。

在生命起源的问题上，近年来古生物学为推断生命物质出现的问题和研究生物界初期的发展，提供了越来越多的论据。发现于非洲南部古老地层中的古杆菌和巴贝通球藻化石，个体由单细胞组成，无细胞核，结构非常简单，证明为原核细胞生物，据绝对年龄测定，含这些化石的岩层形成于距今 32 亿年以前。最近在我国河北蓟县距今 12—14 亿年以前元古界雾迷山灰岩中发现了震旦塔藻化石，经研究证明属于绿藻纲，是一种真核细胞生物。化石所揭示的历史事实证明，真核单细胞生物的出现要比原核细胞生物晚十亿年左右，从原核细胞到真核细胞经历了一个相当长的进化过程。以此类推非细胞的生命物质应在原核细胞出现的许多亿年以前就已经发生。从非细胞生命物质到原核细胞再到真核细胞的初期生物进化阶段是不容怀疑的。

对于进化论的创立和发展，古生物学提供了大量的实际依据。本章第一节所总结的各地质时代生物面貌的变化，虽因化石记录很不完备，不能反映生物界历史发展的全貌，但基本上体现了从少到多，从低级到高级的进化过程。

生物学家可以运用胚胎学和比较解剖学，阐明生物发展的阶段和各阶段的特征，探索各类现代生物间的亲缘关系。但是许多现代生物的祖先已经绝灭，要了解它们的演化线索，则需借助于古生物学。同时为了验证生物学所阐明的进化观点是否符合历史实际，也需要研究化石资料。例如，研究泥盆纪的总鳍鱼类（Crossopterygian fishes）化石及其现代代表，发现它们在头骨、鳍的支持骨骼、脊椎和牙齿的构造方面孕育着一种适应于陆地生活的新体制，而发现于格陵兰和北美晚泥盆世地层的原始两栖类鱼石螈（*Ichthyostega*）化石，其上述特征与总鳍鱼近似，但有了新的进步（见第十八章图 18—52 Ⅱ）。据此推断，总鳍鱼可能是原始两栖类的直接祖先，从鱼类到两栖类的进化发生在距今约 3.5—4 亿年以前的泥盆纪。又如，德国巴伐利亚晚侏罗世佐尔恩霍芬灰岩中所发现的始祖鸟（*Archaeopteryx*）化石（见第十八章图 18—77.78）兼有爬行类和鸟类的特征，证明鸟类由爬行类演化而来。这一进化过程完成于距今约 1 亿 4 千万年前的侏罗纪晚期。

无脊椎动物化石中也不乏代表进化环节的例子，比如，1966 年发现于德国早泥盆世洪斯吕克页岩中的头足类化石，层位较低的是一些杆棱石式的鹦鹉螺类，层位较高的是一些原始的菊石类，中间层位所保存的为二者之间的过渡类型，把它们的成年壳按照层位，由下而上排列起来，构成一个从鹦鹉螺类进化到菊石类的明显系列，证实了早在 1930 年就有人提出的菊石类可能起源于杆棱石式鹦鹉螺类的推论（图 6—5）。此外，反映属、种系统发育的化石系列在许多时代的地层中都有发现。

总之，对生物学来说，古生物学的资料主要应用于为生命起源学说和进化论的观点提供事实依据。早在一个世纪以前达尔文就利用古生物学资料论证了他的进化观点，此后古生物学的许多重大成就都对进化论的丰富与发展起过促进作用，今后也仍将如此。

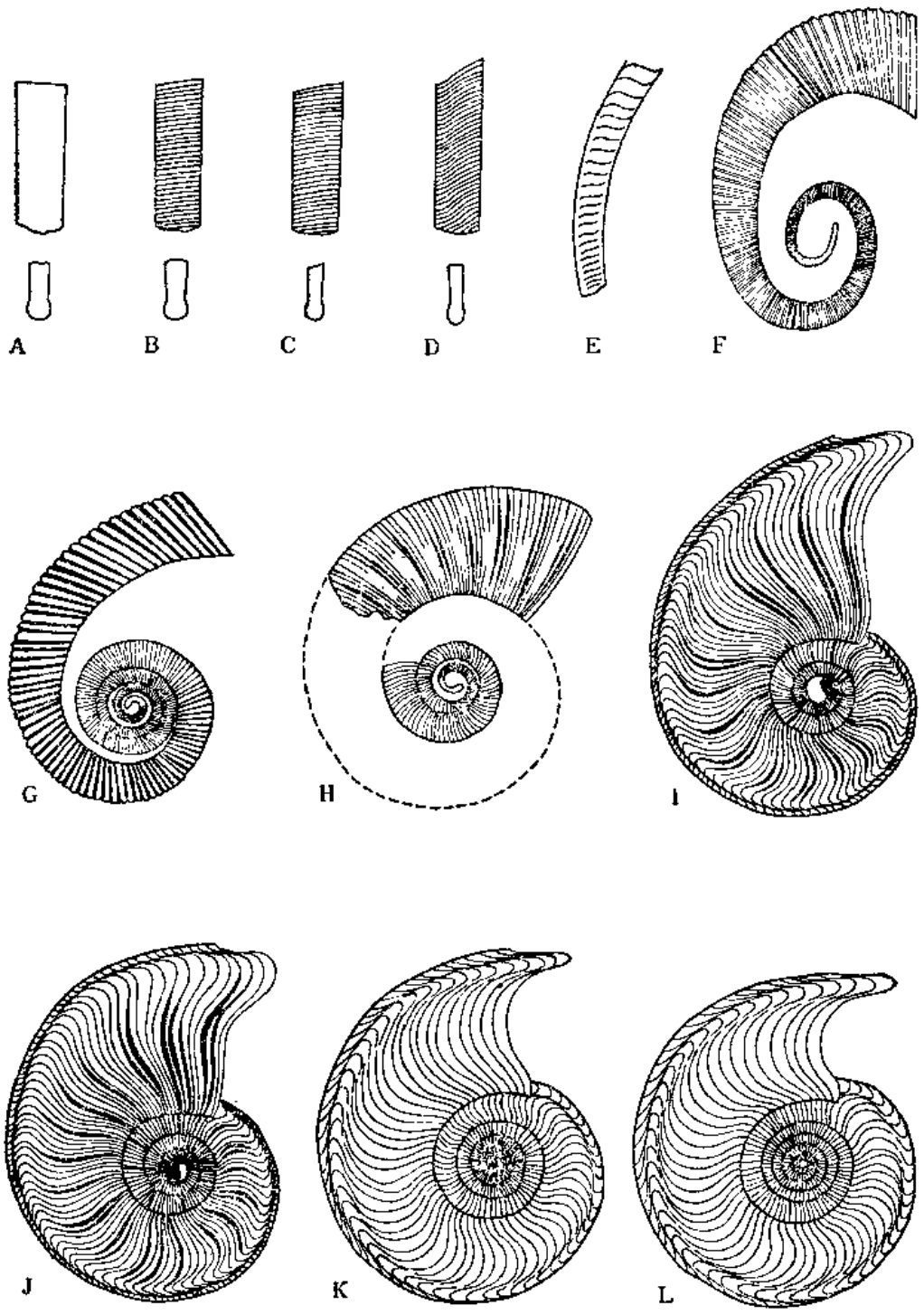


图 6—5　德国泥盆纪洪斯吕克页岩中头足类化石的成年壳，
表示从鹦鹉螺到菊石的明显进化系列

A—E 杆棱石式的鹦鹉螺；F—L 早期的菊石类

第二篇　各　　论

第七章　原生动物门(Protozoa)

一、原生动物概述

原生动物是最低等的一类动物，是与多细胞后生动物相对应的单细胞动物。

原生动物的个体由单细胞构成。但它是一个完整的有机体，具有作为一个动物应有的主要生活机能。如新陈代谢、刺激感应、运动、繁殖等。为了行使各种生活机能，单细胞各部分进行分化，各司一定功能，形成了“类器官”。例如鞭毛、纤毛、伪足等就是原生动物的运动类器官。

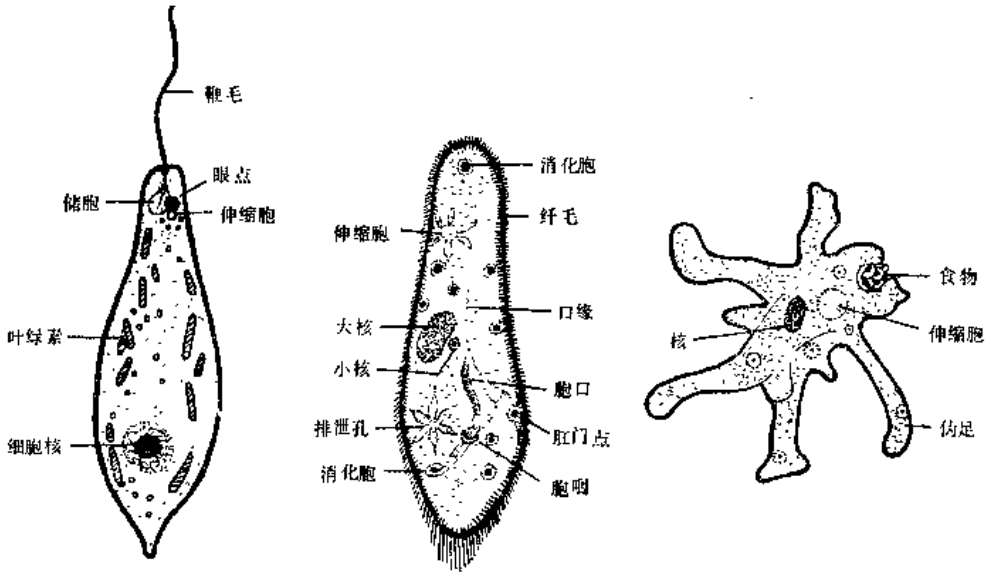
原生动物身体微小，一般在 250 微米以下，由一团细胞质和细胞核组成。有些原生动物细胞质内具有骨骼或形成坚固的外壳。

本门动物分布十分广泛。它们生活在海洋和淡水以及潮湿的上壤中，有些还在动植物体内营寄生生活。

根据运动类器官的有无和类型，本门动物一般可划分为鞭毛虫纲，纤毛虫纲、孢子虫纲和肉足虫纲等四个纲。

（一）鞭毛虫纲（Mastigophora）

本纲动物身体前端由细胞质伸出一条或数条丝状鞭毛，主要作为运动类器官。由于适



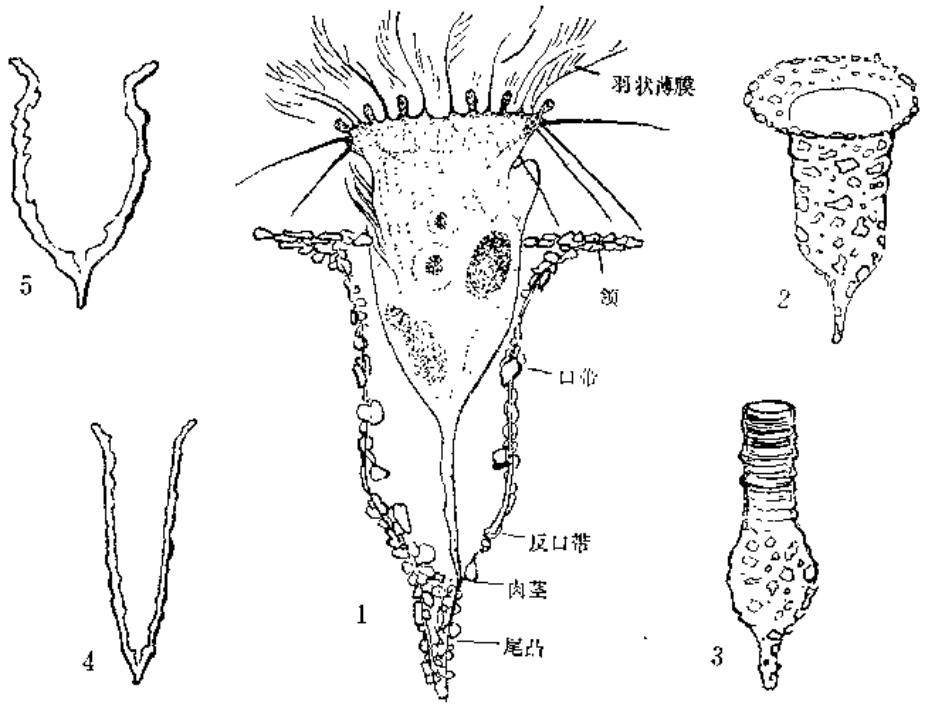
1　眼虫　　2　草履虫　　3　变形虫

图 7—1　鞭毛虫纲（1），纤毛虫纲（2），肉足虫纲（3）的现代代表

应不同生活环境，不同种类的鞭毛虫，其构造是很不一样的。如眼虫（*Euglena*）（图7—1,1）适应水中游泳，身体常呈梭形，有前后端之分。眼虫体内有叶绿素，和植物一样可进行光合作用而自己制造食物。这也反映了鞭毛虫纲的原始性。本纲无重要化石。

（二）纤毛虫纲（Ciliata）

动物体表面生出许多短的纤毛。纤毛有规律地摆动使身体运动，绝大多数纤毛虫具大小两种细胞核。如草履虫（*Paramaecium*）（图7—1,2）。据报导目前已知的水生纤毛虫类，大约有40%属于丁丁虫类（Tintinids），并已发现不少丁丁虫类的化石。



丁甲与软体关系

图 7—2 丁丁虫类

1，2—*Tintinopsis*，1.实体长150微米，2.侧视，×180；3—*Codonellopsis*，侧视，×180，Rec.
4—*Amphorellina*，纵切面，×250，K_1；5—*Calpionella*，纵切面，×185，

丁丁虫类身体呈圆锥形或喇叭形，大小一般从45微米到1000微米。软体生长在一个称为丁甲的十分精致的瓶状壳中，由一条肉茎附于壳后部内壁上。丁丁虫分布范围很广，通常生活在海水中，仅有极少数生活于淡水，营浮游生活，以生长在口端的羽毛状活动薄膜作为运动类器官，活动薄膜摆动使身体向反口方向前进（图7—2,1）。

丁甲是丁丁虫的硬体部分，为胶质或假几丁质，通常胶结外来物质构成杯状或试管状的外壳。外来物质可为各种矿物颗粒、球石藻、硅藻及其他生物碎片等。丁甲在口端常具外翻的边缘叫领，另一端常为外凸的小尖叫尾凸。领和尾凸之间的杯状壳体分为前部的口带和后部的反口带（图7—2，1—3）。化石丁丁虫的形状经常只能利用纵切面来进行观察（图7—2，4,5）。

丁丁虫类最早出现于泥盆纪，侏罗纪到早白垩世化石较多。但从晚白垩世开始则未发现化石记录，而在现代水体中又极为繁盛。因此晚白垩世到第三纪地层中发现化石的可能

性是很大的。

丁丁虫化石主要保存在石灰岩中，在泥灰岩、黑硅岩、页岩和泥炭中也常出现。原来的有机质壳多被方解石晶体所交代。

（三）孢子虫纲（Sporozoa）

本纲动物营寄生生活，身体构造极为简单，甚至连运动类器官也没有。在生活中特殊的繁殖阶段形成为硬膜所包裹的胚体，称为孢子，故名孢子虫。至今未发现化石。

（四）肉足虫纲（Sarcodina）

本纲动物由细胞质伸出各种类型的伪足作为运动类器官。如变形虫（*Amoeba*）（图7—1,3）。一部分肉足虫类具有硬壳，在地层中保存了丰富的化石。比较重要的为放射虫目（Radiolaria）和有孔虫目（Foraminiferida）。有孔虫将在下节介绍。

1．放射虫目的一般特点 放射虫是海生漂浮的单细胞动物，具放射排列的线状伪足。它与其他原生动物的主要区别是在细胞质内有一个几丁质的中心囊。中心囊将细胞质分成囊外与囊内两部分。囊的表面包以角质膜，膜上有小孔，使囊内外的细胞质相互沟通。囊内有核，司营养及生殖；囊外细胞质常有许多脂肪粒和空泡，有利于动物的漂浮生活（图7—3，1,2）。

放射虫形状多样，通常为球形、钟罩形、也有其他形状。身体直径0.1—2.5毫米，群

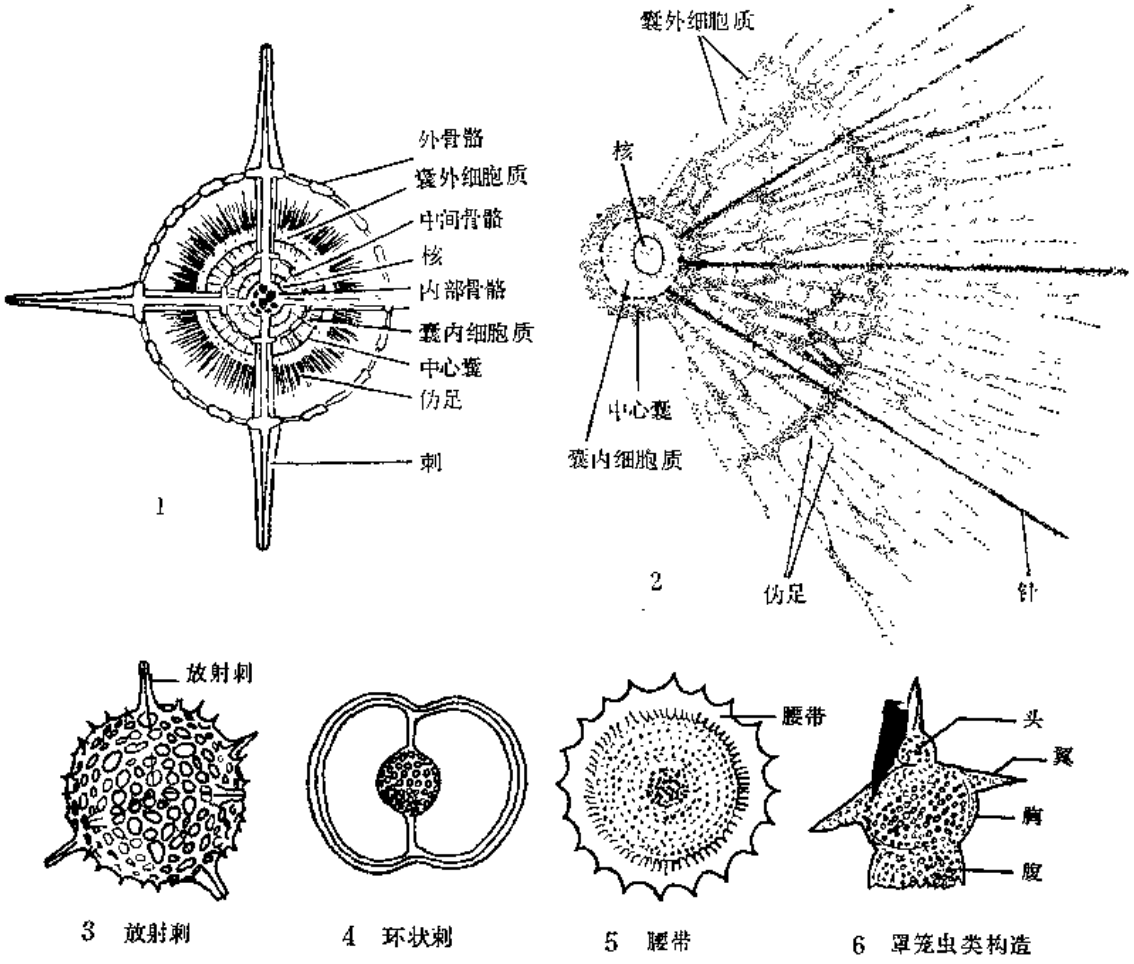


图 7—3 放射虫软体和硬体构造

生的可大于 15 毫米。放射虫的骨骼实际是包藏在有机体之中，由细胞质所分泌。骨骼的化学成分多为硅质或含有机质的硅质，少数含硫酸锶。从骨骼构造可划分三种结构类型：1）松散结构，为互不连接或接合不坚实的杆、骨针及刺（图 7—4，1,6）。2）网球结构，沿中心囊膜紧密连接成网状、球形、锥形等（图 7—4，3）。3）同心结构，成多层同心排列的网格状壳，各层间常有许多针、钩，小柱相连，构成极其精巧美丽的壳形（图7—4,2）。

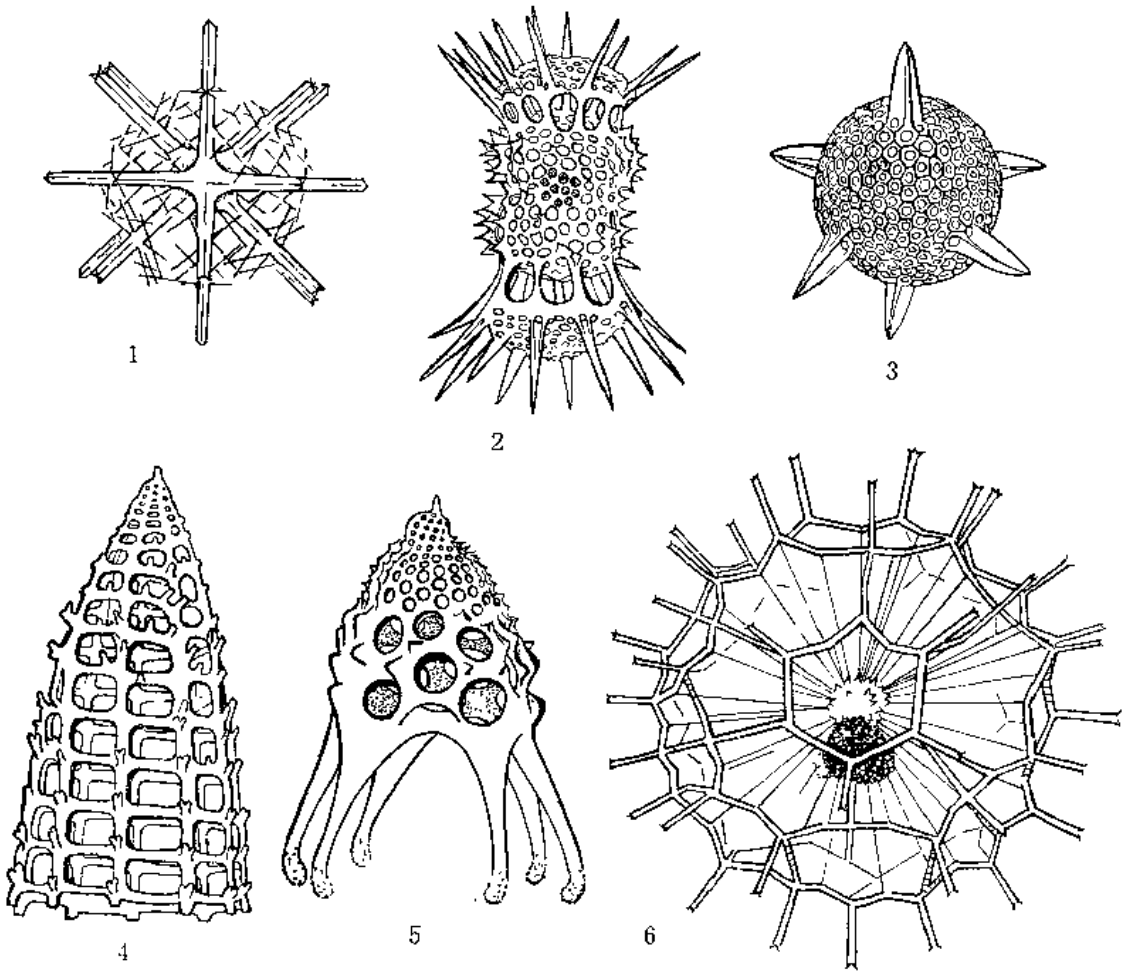


图 7—4　放射虫各亚目

棘刺虫亚目（1—*Staurocantha*，×100）；泡沫虫亚目（2—*Panicium*，×150；3—*Hexastylus*，×200）；罩笼虫亚目（4—*Bathropyramis*，×150；5—*Alacorys*，×150）；褐色虫亚目（6—*Cannosphaera*，×27）

2．放射虫目的分类　本目基本上根据中心囊构造和骨骼成分划分亚目。但骨骼的形态特征在放射虫化石的分类中占重要地位。放射虫目可分为四个亚目。

1）棘刺虫亚目（Acantharia）中心囊为一薄膜。骨骼呈棘刺状。成分为硫酸锶及含复杂有机质的硅质。古新世至现代。如 *Staurocantha*（十字刺虫）（图 7—4，1）。

2）泡沫虫亚目（Spumellina）中心囊壁厚而多孔，壳质为非晶硅质。大部分壳呈球形、同心球形、椭圆形，也有葫芦形、平板状及螺旋状等。壳内有各种放射状连接骨骼，壳外有放射刺、极刺、放射管、环状刺、腰带等。壳不仅上下对称、四周也对称，故为多轴对称（图 7—3，3—5）。寒武纪至现代。如 *Panicium*（圆穗虫）（图 7—4，2）；*Hexastylus*（六柱虫）（图 7—4，3）。

3）罩笼虫亚目（Nassellina）中心囊仅一端为孔洞所穿。壳质为非晶硅质，常呈罩笼状、纺缍状、帽状、三脚架状、环状等。壳上下不对称，仅四周对称，故为单轴对称，因此壳有顶底之分，形成顶角、头、翼、胸、腹、底足等构造。（图 7—3，6）寒武纪？现代。如 *Bathropyramis*（基锥虫）（图 7—4，4）；*Alacorys*（盔翼虫）（图 7—4，5）。

4）褐色虫亚目（Phaeodarina）骨骼由硅碳质组成，通常成中空的管状、杆状、格子状。白垩纪至现代。如 *Cannosphaera*（管球虫）（图 7—4，6）。

3．放射虫的地史分布及生态　棘刺虫亚目和褐色虫亚目的骨骼结合很弱，极易损坏，很难保存成为化石。在地层中常见的多属泡沫虫亚目及罩笼虫亚目。有人将两者合称为多囊虫类（Polycystina）。它们自寒武纪出现；泥盆纪后期到石炭纪最为繁盛，产于法国、英国、澳大利亚、北美、乌拉尔等地，我国广东曲江仁化地区早二叠世“当冲层”中曾发现放射虫岩，化石多属泡沫虫类。古生代时以泡沫虫亚目的代表为多。中生代则两个亚目均有发现。三叠纪的化石很少报导，我国珠穆朗玛地区晚三叠世吉隆群的硅质岩中曾发现泡沫虫类及罩笼虫类的化石。侏罗纪、白垩纪时放射虫发展到新的水平，壳形趋于复杂化，出现不少新类型，分布在特提斯海及东延到环太平洋地区的中生代沉积物中。新生代是放射虫的极盛时期。尤其是始新世及中新世，放射虫所有各科均已出现，世界各地广为分布，形成代表性的化石群。有人还根据放射虫化石对第三纪地层进行了分带。据统计已知放射虫化石达二千种以上。现生放射虫在六千种以上。

放射虫常保存在高硅质岩石中，如黑硅岩、石英岩、硅质页岩等；也发现于石灰岩、泥岩、钙质页岩；在火山岩中亦常见到。

放射虫多为正常盐度的远洋生物。它们具多孔球状外形和多种壳饰说明是漂浮的生活方式。但有些则具坚实块状壳，是靠近海底生活的特征，并可生活在不同深度，有的可深达四千米以下。放射虫的硅质壳沉入海底，其堆积密度是十分惊人的，有人计算在一立方英吋的岩石中可达一百万个个体，这是由于硅质壳不易被溶解，在海底大量富积的结果。堆积在海底的放射虫壳形成了有名的放射虫软泥。据统计世界海底面积的 3.4％都被这种软泥所复盖。

放射虫的地理分布十分广泛，几乎遍及世界所有海域。我国东海、南海均有分布，对东海现生放射虫也进行了较详细的研究。大多数放射虫分布在温暖的海洋中，由赤道向两极其数量很快减少。仅一小部分可在两极生存。一般暖流影响地带的放射虫壳薄孔小、构造纤细、放射刺长，侧刺发育而且个体量多。而寒流影响地带它们则壳厚、构造致密、放射刺短而粗。因此，可以根据地层中放射虫喜暖和喜冷类型相对比例的变化及放射虫组合特征，推断地史时期的古气候。

二、有孔虫目（Foraminiferida）

（一）有孔虫概述

有孔虫是一种具伪足的微小单细胞动物，大多具矿质硬壳，壳上都有开口，壳壁上还有许多小孔。

有孔虫身体由一团细胞质构成。细胞质分化为两层，外层薄而透明叫外质；内层颜色较深叫内质。外质伸出许多根状或丝状伪足，其主要功能是运动、摄取和消化食物、清除

废物并分泌壳质构成外壳。内质中具一个或多个核，核随着个体的生长而增大（图7—5）。

现代有孔虫绝大多数海生；少数生活在泻湖、河口等半咸水环境；极少数广盐性有孔虫可适应超过正常咸度的水体；极个别种类如瓶形虫超科（Lagynacea）的个别属可在淡水中生活。大多数有孔虫营底栖生活，少数浮游海面。底栖有孔虫除少数固着生长外，通常可在海底缓慢移动。

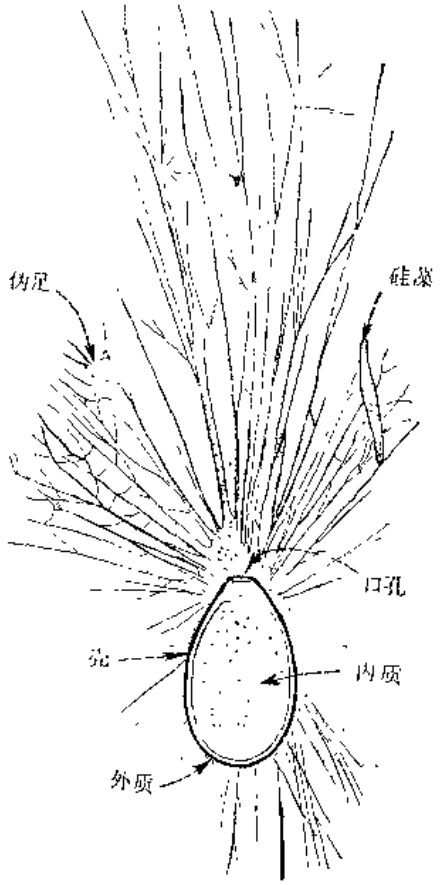


图 7—5　现代有孔虫　网足虫（*Allogromia*）

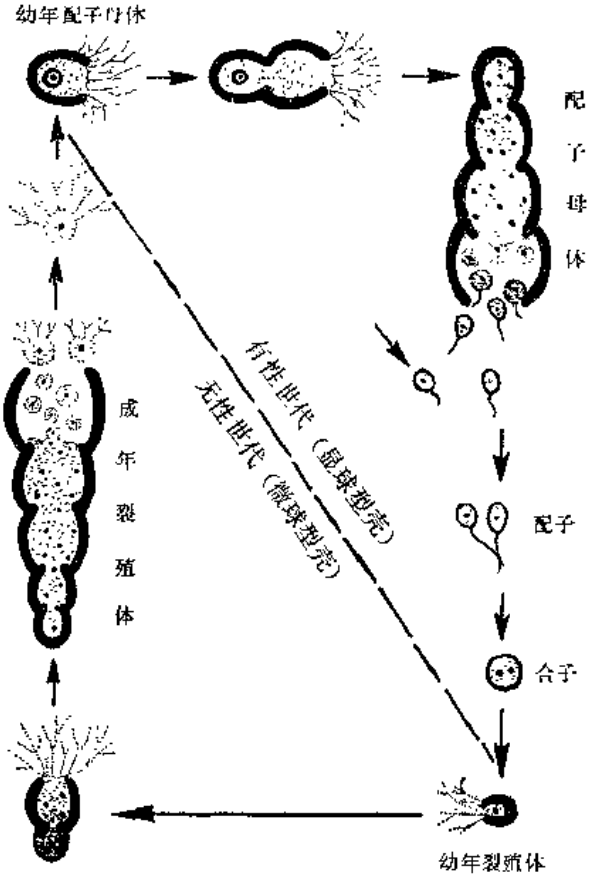


图 7—6　有孔虫的生活周期

有孔虫通常有两种生殖方式，即有性生殖和无性生殖，在其发育过程中这两种生殖方式交替进行，这种现象叫做世代交替。无性生殖由成熟的裂殖体进行简单的复分裂完成，叫做裂配生殖。这样产生许多无性胚胎的母体。每个无性胚胎发育成一个配子母体。由成熟的配子母体产生许多带鞭毛的配子。两个配子结合形成合子为有性生殖。合子再发育为新的裂殖体。由于无性生殖产生的胚胎比有性生殖的胚胎大，所以无性世代所产生的壳（配子母体的壳）其第一个房室（初房）较大，叫做显球型壳。而有性世代产生的壳（裂殖体的壳），其初房小，叫做微球型壳。这样同一个种中由于世代交替产生两种不同类型的壳，叫做有孔虫壳的双形现象（图 7—6）。

最早的有孔虫化石发现于寒武系。石炭纪，二叠纪为其在古生代的极盛时期。中生代初期一度衰退，侏罗纪开始再次兴盛，白垩纪又趋于极盛，其程度大大超过了晚古生代晚期。第三纪是有孔虫发展史上的全盛时期，其中很多分子一直延续到现在。

（二）有孔虫壳的形状、构造及成分

1．壳的基本构造

有孔虫的壳由细胞质分泌或再加上外来物质胶结而成。壳径从 0.02 毫米到 110 毫米，一般在 10 毫米以下。

少数有孔虫壳的构造比较简单，如 *Allogromia*（网足虫）是由一层假几丁质膜围成一个椭球形或球形的空腔，这个空腔叫做房室或称壳室。房室顶端有一圆形开口叫口孔，口孔周围的假几丁质膜加厚在口孔内形成一小管，叫口内管（图 7—7，1）。大多数有孔虫的壳是比较复杂的，如 *Nodosaria*（节房虫）的壳（图 7—7，2），由沿一条直线排列的几个房室构成。最早形成的最小的房室叫初房，其后陆续分泌其他房室，最后的一个房室叫终室。在壳内隔开相邻两个房室的壳壁，叫隔壁。隔壁与壳壁相交的线，叫缝合线。最后一个房室顶端向外的开口就是口孔，口孔周围的壳壁，叫前壁，或称口面。当下一个房室形成之后，原来的前壁就变成了隔壁。大多数壳壁上有许多小孔，隔壁上也常有小孔，成为沟通相邻房室的辅助通道。有些有孔虫，如鞭亚目的不少属，隔壁中央有一开口，从里到外构成一个通道；通道两旁由于次生灰质堆积形成两条脊状突起称为旋脊；如有多个开口则形成多条突起称拟旋脊。

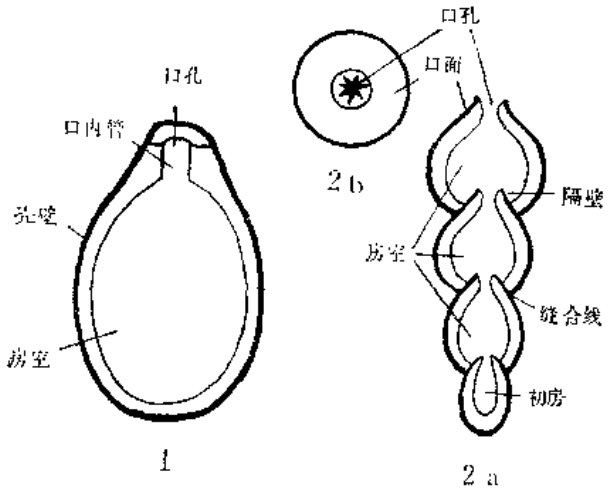


图 7—7　有孔虫壳的一般特点

1—*Allogromia*；纵切面　2—*Nodosaria*；2a，纵切面；2b，顶视

有孔虫的壳形各式各样，有的壳形十分复杂，按房室多少及其排列情况可划分几种类型。

单房室壳：有孔虫个体仅由一个房室构成，具一个或多个口孔。壳常成球形、瓶形，还有放射状及树枝状等（图7—8，1—5）。

双房室壳：整个壳仅有两个房室，常为一个球形初房和一个管状的第二房室组成。由于第二房室位置和形状的变化，形成各种壳形。有圆管形、圆盘形、球形、之字形等（图7—8，6—10）。

多房室壳：壳由两个以上的房室构成。因房室排列形式不同而产生不同的构造和形态。

2．多房室壳的结构：按房室排列形式不同可分为：

单列式壳：房室基本上沿一条直线或弧线排列成单行。沿直线排列的称直线形；沿弧线排列的称弧形（图 7—7，2；7—8，11）。在直线形中由于后一房室复盖前一房室的多少不同，又有不超复与超复之分，超复的程度在不同的有孔虫中也不一样。

平旋式壳：房室围绕通过初房的一设想轴，在一个平面上盘旋排列，设想轴和旋卷平面互相垂直。每旋一圈就构成一个壳圈，相邻壳圈的接触线叫旋缝合线。最后一个壳圈叫终壳圈。壳外部边缘叫壳缘，壳中央有时下凹成脐，有时突起成顶。平旋壳多成盘形或凸镜形，后生壳圈往往从两侧包裹先生的壳圈。由于包裹程度不同又有露旋壳和包旋壳之分，前者所有旋圈在壳两侧全部外露（图 7—8，15）；包旋壳的后生旋圈则将先生壳圈全部包

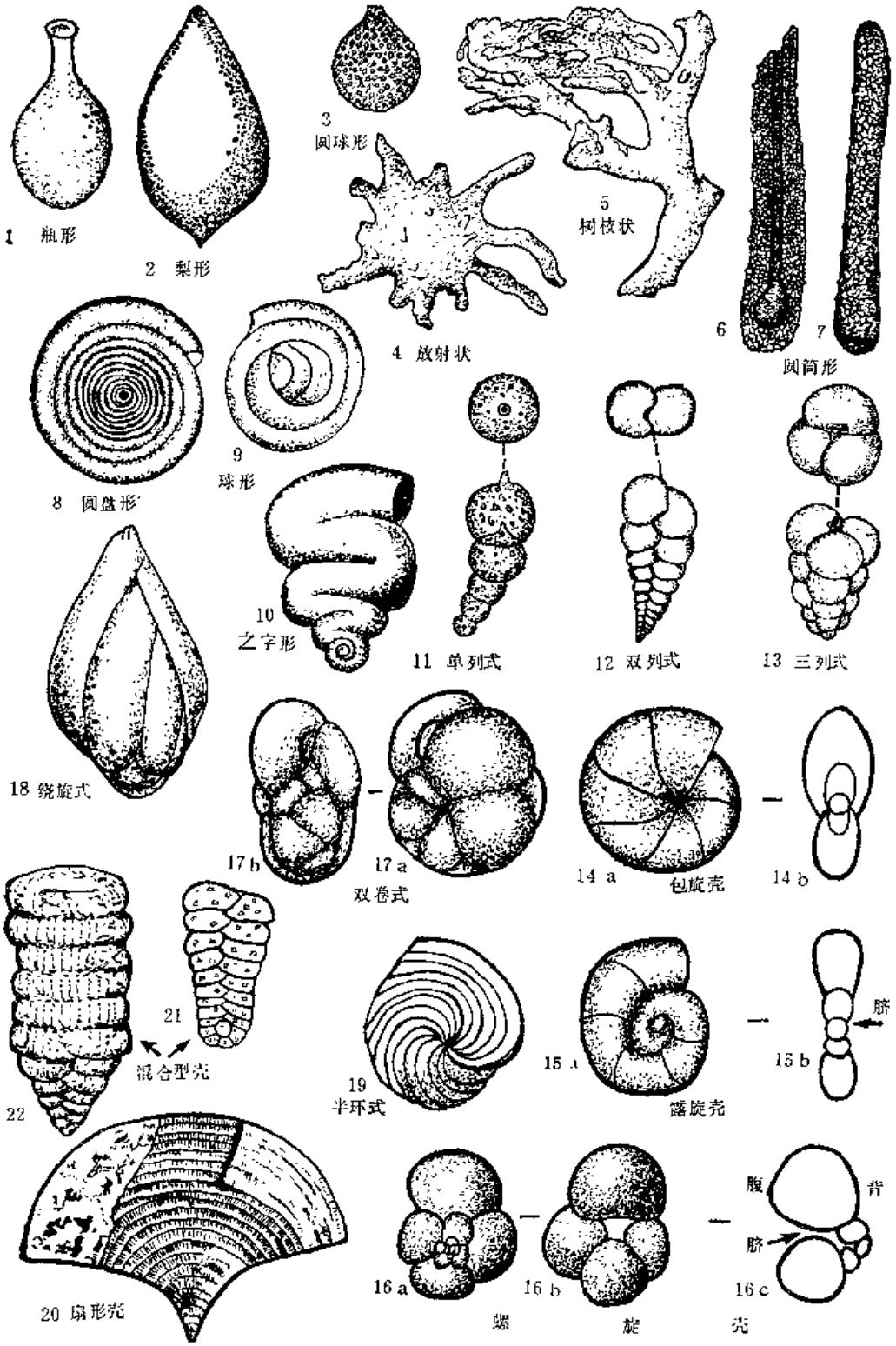


图 7—8 有孔虫房室排列及壳的形状

1—5，单房壳；6—10，双房壳；11—22，多房壳

裹，两侧只能见到最后一个壳圈（图 7—8，14）。

螺旋式壳：房室围绕通过初房的一设想轴在若干个彼此平行的平面上螺旋式排列。设想轴与这些平面垂直。如果这些平面距离很近就形成低螺旋壳；而当平行平面距离较大时则形成高螺旋壳。螺旋壳的后生壳圈常包裹先生壳圈。但壳两侧包裹程度不等，包裹较少的一侧叫背侧；壳的另一侧包裹较多叫腹侧。背侧可见初房和所有壳圈，常有突出的壳顶；腹侧往往只能看见终壳圈，其中央大多下凹成脐（图 7—8，16）。此外有些螺旋壳每一旋圈由一定数目的房室组成，而相邻旋圈上的房室排列成整齐的行列。排成双行的叫双列式壳（图7—8，12），排列三行的叫三列式壳（图 7—8，13）。有一种旋卷壳，房室双列排列，两列房室相互交错，叫双卷式壳（图 7—8，17）。

绕旋式壳：一种是房室沿一设想轴绕旋排列（图 7—8，18）。另一种类型是粟米虫式，即房室在若干个方向不同而彼此以一定角度相交的平面上绕旋排列，每个壳圈由两个房室构成。粟米虫科的某些代表具有这种排列方式，如图 7—9。图中三玦虫式，如 *Triloculina*（三玦虫）是相继生长的两房室绕旋平面夹角为 120°，壳表可见三个房室。五玦虫式如 *Quinqueloculina*（五玦虫）是相继生长的两房室绕旋平面夹角为 144°，而相邻两房室的绕旋平面夹角为 72°。壳表可见五个房室。

其他还有扇形式壳，半环式壳、混合型壳等（图 7—8，20—22）。

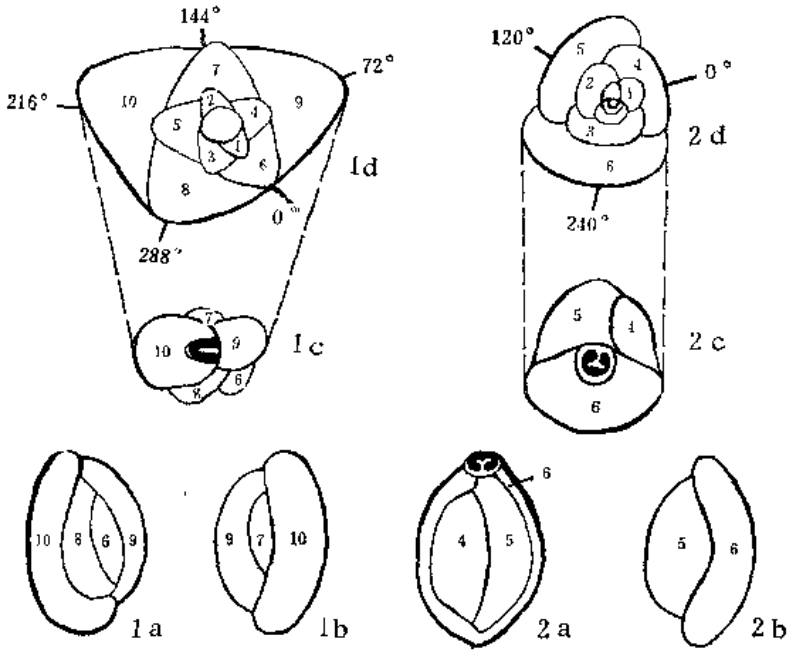


图 7—9　规则绕旋壳

Quinqueloculina（1）和 *Triloculina*（2）房室排列图解，（图中 1—10 示房室生长顺序）。
1a，1b，2a，2b—壳侧视；1c，2c—视顶视；1d，2d—横切面

3．口孔

1）口孔的形状和位置　口孔是有孔虫壳向外的主要开口，这种口孔和房室同时生成，称为原生口孔。口孔形状多样，常见的有圆形、半圆形、裂隙状、放射状、扣眼状，比较少见的有筛状、树枝状、十字形等（图 7—10，1—10）。

口孔的位置在不同类型的有孔虫中也各不相同。位于房室末端的叫末端口孔；位于口

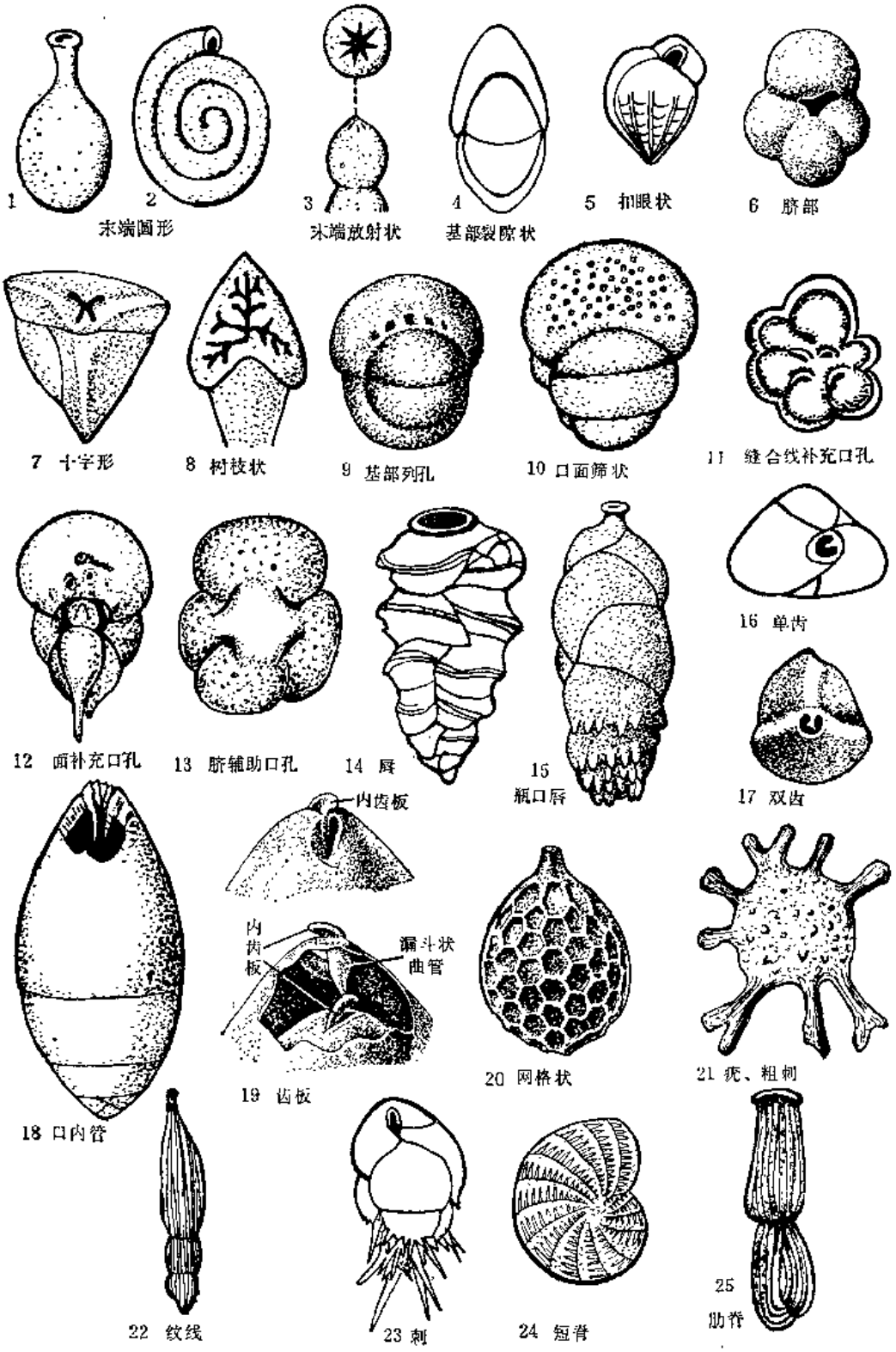


图 7—10 有孔虫的口孔及壳饰

1—15—口孔形状及位置；16—19—口孔附近的构造；20—25—壳饰

面基部的叫基部口孔或缘内口孔；位于脐部的叫脐部口孔；位于口面上的叫面口孔(图7—10，1—10)。

口孔又有单一口孔与复合口孔之分。复合口孔由多个开口构成，筛状口孔就是一种复合口孔。有的沿前壁基部具一排小孔叫基部列孔，也是一种复合口孔（图7—10，9、10)。

2）补充口孔和辅助口孔　有些有孔虫除口孔之外，还有一些通向外界的次生开口叫补充口孔。补充口孔通常位于口面上叫面补充口孔；位于壳缘上叫壳缘补充口孔；位于缝合线上叫缝合线补充口孔（图7—10，11、12)。

浮游有孔虫的脐部口孔外面常为次生构造如小泡和小盖所复盖。细胞质经过这些次生构造上的开口通向外界，而不是由口孔直接与外界相通。次生构造上的开口叫辅助口孔（图7—10，13)。

3）口孔的饰变　口孔附近产生一些构造，使之更加复杂化。如口孔边缘隆起形成口唇，有的末端口孔基部伸长成管状叫颈；颈上的口孔有外翻边缘像花瓶口一样叫瓶口唇(图7—10，14、15)。口孔边缘的小凸起叫齿，有的齿可呈分叉状（图7—10，16、17)。在口孔内部有自口孔向内延伸的小管叫口内管（图7—10，18)。口孔附近有的具板状构造叫内齿板（图7—10，19)。

4．壳饰　有孔虫壳表可见各种纹饰。如图7—10，20—25所示，有网格状、纹线、肋脊、短脊、疣、刺等。在钙质多孔壳有孔虫中，其壳饰多由无孔壳质加厚构成。

5．壳壁成分及微细构造　壳壁成分及微细构造近年来已经成为有孔虫分类的重要依据。前者主要是指壳的物质成分；而壳壁的微细构造是指壳壁本身的一些细微特征，在钙质壳中有多种类型。有孔虫大多具钙质壳，次之为胶结壳，少数为假几丁质壳和硅质壳。

1）假几丁质壳　是一种含蛋白质的有机质，类似几丁质故称假几丁质。某些最原始有孔虫具有这种壳。由于其薄而易碎，很少保存成为化石。

2）胶结壳　壳壁由自身分泌的胶结物胶结外来物质而成。胶结物成分大多数是有机质；次为碳酸钙、氢氧化铁；极少数为含水二氧化硅。有孔虫所选用的外来物质有石英、长石、方解石、文石、辉石、磁铁矿、角闪石、黑云母等矿物颗粒及放射虫、有孔虫、软体动物的碎壳、海绵骨针及颗石等（图7—11，1)。胶结壳壁多为粒状结构。某些属的壳壁呈纤维状，其他更复杂的情况是壳壁被微管所穿，分叉沟通形成类似海绵状构造叫迷宫式壳壁。

3）分泌的钙质壳　由细胞质分泌矿物质组成，主要为碳酸钙，常结晶成方解石，有时结晶成文石。可分为下列几种类型。

（1）似瓷质壳　常为不透明的钙质壳，外表似瓷器，在透光下呈褐色或琥珀色，一般无微孔。似瓷质壳壁内部一般呈微粒状结构（图7—11,2)。

（2）微粒状壳　壳壁由紧密排列的极微小方解石晶体构成，在薄片中呈暗色。这些微粒不受围岩颗粒的影响，因此它们是动物本身分泌的，而不是胶结外来物的结果。当微粒排列成行，壳壁则呈纤维状。比较进步的属，壳壁多于一层，最多的有四层(图7—11,3)。

（3）钙质透明放射状多孔壳　壳具微孔，壳壁由许多C轴垂直表面的方解石小柱状晶体组成。晶体平行排列稍呈放射状，薄片中呈放射纤维状（图7—11,4)。

（4）钙质透明微粒状多孔壳　壳具微孔，壳壁由各边等长的微粒构成，壳面常呈模糊的斑点状。

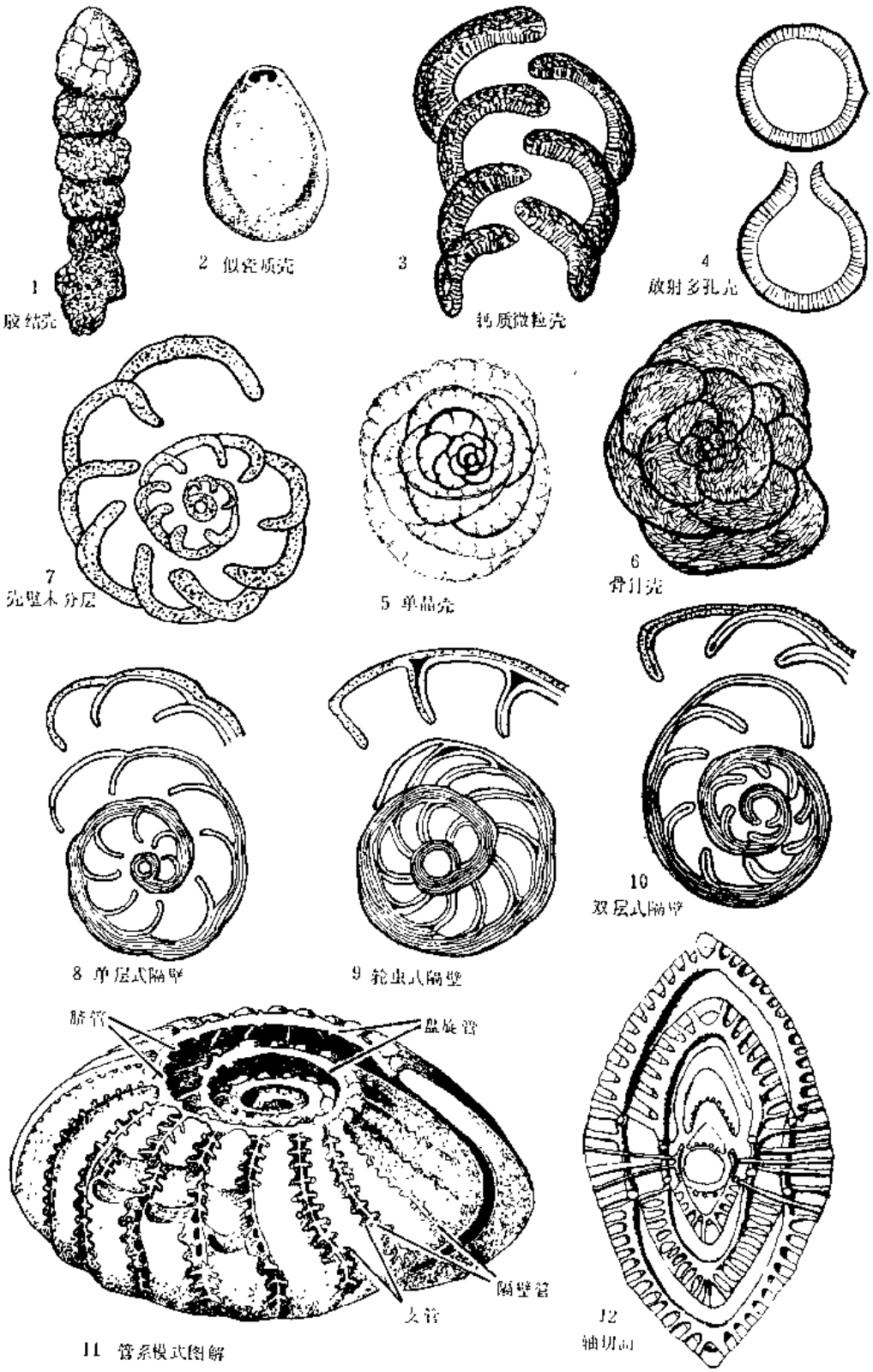


图 7—11 有孔虫壳壁成分及微细构造

此外某些类别的有孔虫还具有钙质透明单晶壳和钙质骨针壳（图7—11,5、6）。

6．壳壁及隔壁的分层性　有孔虫的胶结壳，微粒壳及似瓷质壳，每个房室独立增长，其壳壁一般不分层（图7—11,7）。钙质透明多孔壳则不同，每形成一个新房室的同时，在先生成的整个壳面覆盖一层壳质，而使早期壳壁加厚，在切片中可见明显分层现象，这就是分层壳壁。在钙质透明多孔壳的有孔虫中壳壁分层性是划分超科的重要依据之一。分层壳壁的隔壁有下列三种类型。

单层式隔壁：每生长一个新房室的同时在壳壁表面增加一个壳层，形成单层隔壁多层壳壁，如节房虫超科，小泡虫超科，圆盘虫超科等具这种隔壁（图7—11,8）。

轮虫式隔壁：每生长一个新房室同时，除壳壁又增加一层外，还在前一个隔壁的前方覆盖一层壳质。形成双层隔壁多层壳壁。但最后一个房室的隔壁和壳壁为单层。隔壁与壳壁的交结处两壳层间形成空隙，构成管系（图7—10,9）。管系可在壳壁和隔壁中互相连通，形成极其复杂的孔道。轮虫超科具这种隔壁（图7—11,11,12）。

双层式隔壁：在新形成的隔壁和壳壁里面又贴复一层壳质，而构成双层隔壁，因此其终室的隔壁及壳壁都是双层。如浮游有孔虫抱球虫超科（图7—11,10）。

（三）有孔虫目的分类

对有孔虫的研究已有一百多年的历史。目前已发现的有孔虫已逾三千属、三万多种。在有孔虫的分类工作中，虽然各家意见不一致，但都是把硬壳特征作为主要依据。

1．分类根据　有孔虫分类的根据可概括为下面几点：

1）壳壁成分　壳壁的基本成分如假几丁质壳、胶结壳、分泌钙质壳等，是划分亚目的主要依据。

2）壳壁微细构造及分层性　如无孔似瓷质壳、钙质微粒状壳、钙质透明多孔壳等。壳壁的分层性如单层壳壁和多层壳壁；隔壁的分层性如单层隔壁、双层隔壁及轮虫式隔壁等是划分亚目及超科的根据。

3）口孔及其饰变　口孔的形状、位置及其附近的构造是划分超科、科的依据，也可作为划分更低分类单位的依据。

4）单房室壳、双房室壳和多房室壳　在低级类别中（如胶结壳和微粒状壳有孔虫）具有超科一级分类意义。

5）多房室壳中，房室排列及形状，具分科和亚科的意义，也适用于更低级的分类单位。

6）生活方式及软体特点　有孔虫生活方式有浮游和底栖之分，底栖又有固着与游离两种类型。浮游有孔虫全部归于抱球虫超科。软体特点主要指配子的特点。

近十余年来对有孔虫的研究，尤其电子显微技术的应用，对有孔虫壳壁微细构造的观察又更进了一步，有了一些新的发现。例如，在同一属中发现分别具粒状和放射状两种壳壁类型的种；此外，原为纤维放射状排列的构造，有些实际上是粒状小晶体规则镶嵌而成，只是由于其晶轴方向一致才在偏光显微镜下反映成纤维状。有孔虫隔壁的分层，根据电子显微镜下的观察，认为基本上是双层的。这些新发现有助于有孔虫研究工作的深入进行。不久的将来，也可能对现行分类根据进行一些重要的修改，从而使有孔虫的系统分类更接近于自然情况。但上述研究成果目前尚局限在少数类别，有待于积累更丰富的资料。

2．各类特征　有孔虫的分类，各家分法不一。最新而较为系统的是美国古生物学家

洛布利奇和塔潘（A. R. Loeblich et H. Tappan, 1974）的分类。这里基本上采用他们的分类，局部地方作了必要的修改。

1）亚目的划分　有孔虫在分类单位上定为目。根据壳壁成分、微细构造、壳壁分层性、隔壁褶皱和旋脊发育程度下分六个亚目。列表如下：

有孔虫各亚目特征　　表 7—1

亚目名	壳壁成分	壳壁微细构造	壳壁分层性、隔壁褶皱、旋脊	时代分布
网足虫亚目 (Allogromiina)	假几丁质（薄膜状）		不分层	$\in_3$—Rec.
串珠虫亚目 (Textulariina)	胶结壳	粒状，纤维状，有时具微管或迷宫式构造。	不分层	$\in_3$—Rec.
内卷虫亚目 (Endothyriina)	分泌钙质壳	微粒状	不分层或分层可具假旋脊	O—T
鏟亚目 (Fusuliniina)			一般分层，隔壁常褶皱具旋脊、拟旋脊	C—P
小粟虫亚目 (Miliolina)		微粒状，无孔似瓷质	不分层	C—Rec.
轮虫亚目 (Rotaliina)		透明多孔放射状或微粒状	一般分层	C_2—Rec.

2）超科的划分　各亚目划分超科的依据不完全一致，现分别介绍如下：

（1）网足虫亚目：只包括一个瓶形虫超科（Lagynacea），壳脆易碎，不易保存化石。

（2）串珠虫亚目：根据房室数目分成两个超科，即单房室和双房室的砂盘虫超科（Ammodiscacea）及多房室的曲杖虫超科（Lituolacea）。

（3）内卷虫亚目：主要根据隔壁发育程度，壳壁分层分成两个超科。拟砂户虫超科（Parathuramminacea）由1—2个房室构成，隔壁一般不发育，壳壁不分层。内卷虫超科（Endothyracea）房室多，隔壁发育完全，壳壁分层。

（4）鏟亚目：（详见本章第三节）。

（5）小粟虫亚目：本亚目仅一个小粟虫超科（Miliolacea），为无孔似瓷质壳，壳壁不分层。

（6）轮虫亚目：根据壳的矿物成分、壳壁微细构造、隔壁分层性、房室排列及口孔特征等划分为12个超科。各超科特征见表7—2。

（四）各主要类别化石代表

1．串珠虫亚目

1）砂盘虫超科　壳球形、管状或旋卷，管状可直伸或分支，无隔壁或仅壳壁不规则地向内收缩，胶结壳壁简单或迷宫式。口孔简单。寒武纪至现代。

Ammodiscus Reuss, 1862（砂盘虫）壳圆盘形，由两个房室组成；第二房室管状，围绕初房平旋，口孔位第二房室末端（图7—12,1）。志留纪至现代，我国四川中至晚三叠

轮虫亚目各超科的划分及特征　　表 7—2

超科名称	壳壁成分	壳壁微细构造	隔壁分层	房室排列	口孔特征	时代
节房虫超科 (Nodosariaea)	方解石	透明多孔放射状	单层	单列 平旋 绕旋式	末端放射状为主 少数缝状、圆形	C_2—Rec.
盘旋虫超科 Spirillinacea)	方解石（单晶或几个晶体）	透明多孔		双房及多房、平旋、螺旋、双列，环圈式	口孔末端或脐部	T—Rec.
双口虫超科 (Duostomininacea)	方解石（个别为文石）	透明多孔微粒状（个别无孔纤维状）	不分层或分层	平旋，低螺旋为主或高螺旋式	缘内口孔（1—2个）	T—J_1
罗伯特虫超科 (Robertinacea)	文石	透明多孔放射状		螺旋式为主具横向小隔壁	缝状，具次生口孔	T(?) J—Rec.
小泡虫超科 (Buliminacea)	方解石	透明多孔放射状	单层	高螺旋式、三列、双列、单列式	扣眼状为主，次为圆形、椭圆形、新月形，常具颈、内齿板。	T_2—Rec.
圆盘虫超科 (Discorbacea)	方解石	透明多孔放射状	单层或双层	低螺旋式为主，少数后期环圈式。	缘内及面口孔为主，少数有补充口孔	T_2—Rec.
轮虫超科 (Rotaliaca)	方解石	透明多孔放射状	轮虫式具管系	平旋、螺旋式、双列式	一般无原生口孔有次生口孔	K—Rec.
抱球虫超科 (Globigerinacea)	方解石	透明多孔放射状（微孔粗）	双层式	平旋、螺旋式、双列式	单口孔或复口孔，常具补充口孔、辅助口孔。	J_2—Rec.
圆片虫超科 (Orbitoidacea)	方解石	透明多孔放射状	双层式	旋卷，部分为环圈式。一般由三层房室组成	原生口孔(或无)	K—R.c.
盔形虫超科 (Cassidulinacea)	方解石	透明多孔微粒状	单层或双层式	双卷式、平旋式、螺旋式、单列式	单口孔，复口孔缝状半圆形、扣眼形有的具漏斗状曲管或补充口孔。	T_3—Rec.
诺宁虫超科 (Nonionacea)	方解石	透明多孔微粒状	单层或双层式	平旋式，低螺旋式	缘内口孔，面口孔，位于壳缘，可向背、腹两侧延伸	T_3—Rec.
伞形虫超科 (Carterinacea)	方解石骨针	每根骨针为一个纺锤形单晶		螺旋式、后期房室有次级隔壁	位于脐部	Rec.

世。

Glomospira Rzabak, 1885（球旋虫）壳近球形由两个房室组成，管状第二房室围初房不规则绕旋，口孔末端（图7—12,2)。志留纪至现代，我国早石炭世，二叠纪至早三叠世最常见。

2）曲杖虫超科　壳由多个房室组成，螺旋式或展开，有的直伸式。每个壳圈房室减少可形成三列或双列式。壳壁内部构造简单或迷宫式，硅质或胶结型，胶结物可为灰质、硅质或铁质。口孔简单或复合式。石炭纪至现代。

Lituola Lamarck, 1804（曲杖虫）壳大，早期房室包旋，后期变为单列式、直线型。壳壁简单；口孔筛状，位于末端（图7—12,3）。晚三叠世至现代。

Textularia Defrance, 1824（串珠虫）壳长楔形，双列式，横切面扁椭圆、椭圆或近圆形；口孔半月形，位于终室前壁基部（图7—12,4）。石炭纪至现代。

Trochammina Parker d Jones, 1859（砂轮虫）壳低螺旋式，房室球形或卵形；缘内口孔，月牙状，从脐部伸向脐外，有时具窄唇（图7—12,5）。石炭纪至现代。

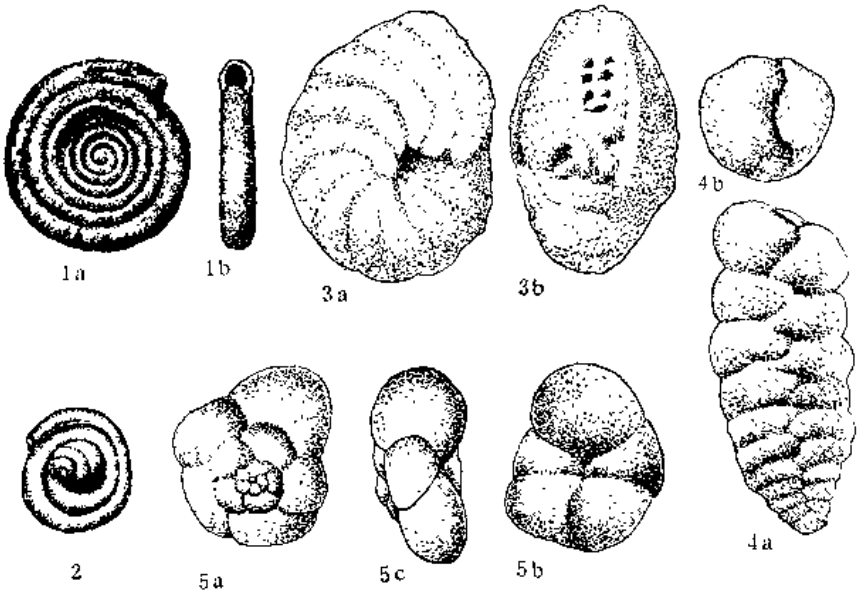


图 7—12　串珠虫亚目

砂盘虫超科：1—*Ammodiscus*，放大；2—*Glomospira* 放大；
曲杖虫超科：3—*Litnola*，×16；4—*Textularia*，×26；5—*Trochammina*，×35

2．内卷虫亚目　内卷虫超科：壳管状，双列或单列式，早期螺旋式或不规则旋卷。内部构造简单，壳壁钙质，常具两层，纤维状或粒状。口孔简单到复合式，位于基部或末端。志留纪至三叠纪。

Endothyra Phillips, 1846（内卷虫）壳包旋，壳壁钙质分两层，外层薄而黑，内层厚、细粒状、色暗。缘内口孔裂隙状，位于壳缘；两侧不对称；隔壁孔粗（图7—13,1）。石炭纪至二叠纪，我国早石炭世晚期多。

Bradyina von Moller, 1878（布拉迪虫）壳盘形到球形，包旋；壳圈和各壳圈房室均少，隔壁前后各具向内延伸的小隔壁形成小房室或通道，在壳面呈现为沿缝合线的圆形列孔。壳壁钙质，分两层：暗色粒状外层及梳状内层。缘内口孔，弧形；口面具大的筛状补充口孔（图7—13,2）。石炭纪，我国南方见于早石炭世末期至晚石炭世。

Palaeotextularia Schubert, 1921（古串珠虫）壳长，双列式，与 *Textularia* 相似，但本属为双层钙质壳壁，即具暗色微粒状外层和放射纤维状内层。缘内口孔，弧形（图7—13,3）。石炭纪至二叠纪。如壳的成年期变成为单列和筛状口孔，即为 *Climacammina*

(梯状虫)(图7—13,4)；而每个房室的口孔都是筛状，其它特征与栅口虫相同的为 *Cribrogenerina*（筛串虫）（图 7—13,5)。从古串珠虫到筛串虫壳的构造变化表现了它们演化的两个平行方向即：口孔由裂隙状变为筛状；房室排列由双列变为单列式。

Tetrataxis Ehrenberg, 1843（四房虫）壳螺旋式，背侧可见全部壳圈，腹侧仅见终壳圈的几个房室（常为四个），房室低而宽；脐宽而凹。壳壁钙质两层：微粒状外层和纤维状内层。口孔窄长，位于脐部（图7—13,6)。石炭纪至三叠纪。

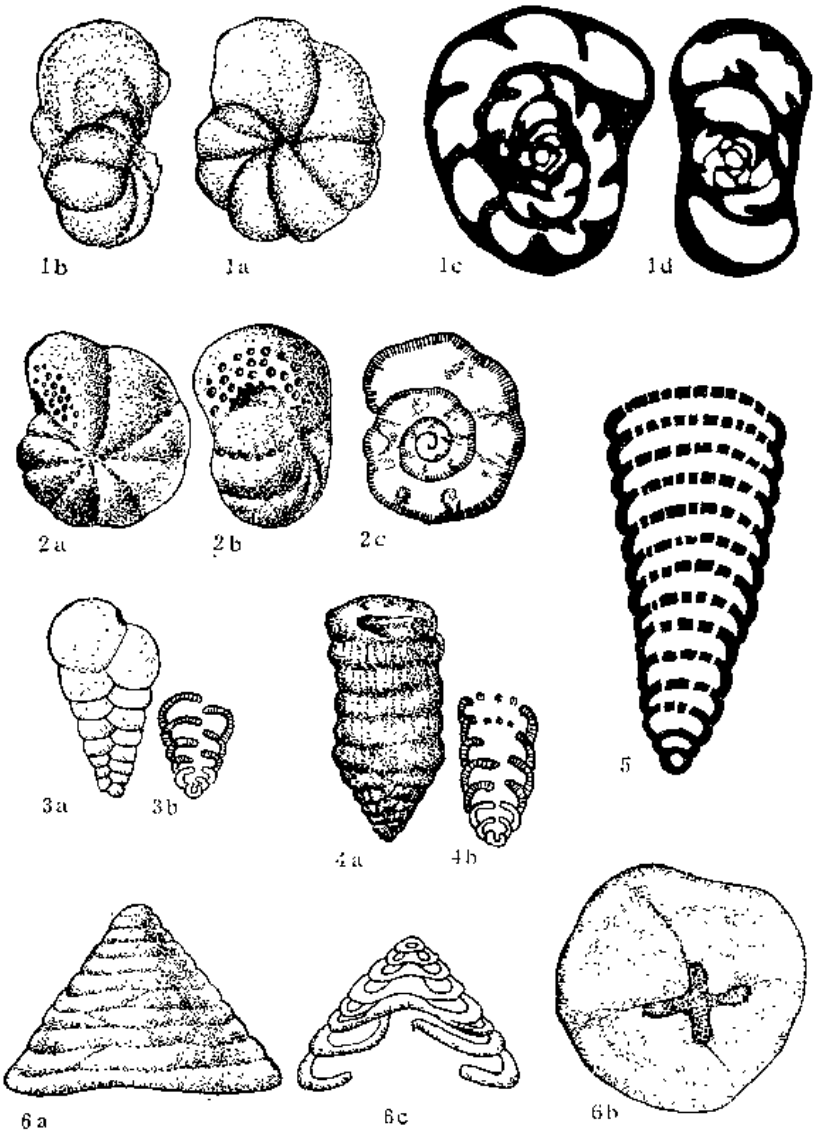


图 7—13　内卷虫亚目

1—*Endothyra*, 1a、1b×63, 1c、1d×35; 2—*Bradyina*, ×10; 3—*Paleotextularia*, 3a×35, 3b, 放大; 4—*Climacammina*, 放大; 5—*Cribrogenerina*, ×8; 6—*Tetrataxis*, 6a、6b×30, 6c 放大

3．小粟虫亚目　小粟虫超科　壳壁似瓷质，常具假几丁质内层，壳面可含外来物质；胚后期壳壁无微孔。除个别属为单房室壳外，均为多房室壳。房室排列平旋式或绕旋式。单口孔或筛状口孔，位于终室末端，常有饰变。石炭纪至现代。

Quinqueloculina d'Orbigny, 1826（五玦虫）壳侧视椭圆形，绕旋式，房室长达半个

壳圈，围绕初房在5个彼此相交成72°夹角的平面上排列，但按生长顺序相继两房室的旋卷平面的夹角为144°。壳外表可见五个房室。壳壁钙质似瓷质，无微孔，具明显的假几丁质内层。壳面偶具外来矿物颗粒。口孔位于终室末端，圆形，具简单或分岔的齿（图7—14,1）。侏罗纪至现代。

*Spiroloculina d'*Orbigny, 1826（环抱虫）壳扁平，纺缍形。初房球形，第二房室管状环绕初房一圈，以后则每圈两个房室，始终在同一平面上绕初房盘旋。口孔位于房室末端，具单齿或分岔的齿（图7—14,2）。晚白垩世至现代。

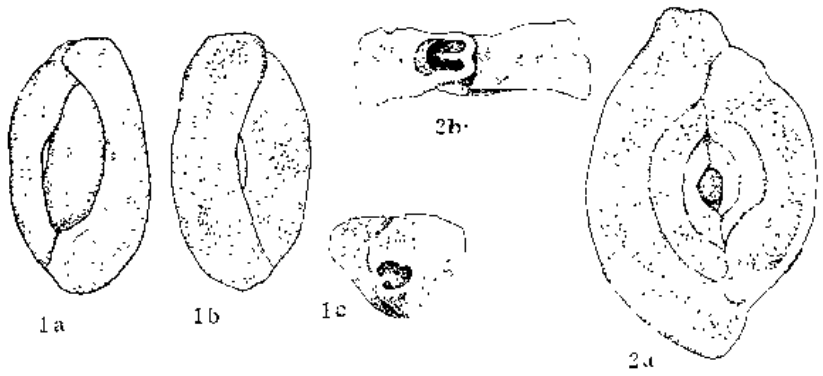


图 7—14 小粟虫亚目

1—*Quinqueloculina*, ×35; 2—*Spiroloculina*, ×41

蜂巢虫科（Alveolinidae）壳大近圆柱形、纺缍形、椭圆形或球形。初房球形，房室围绕一设想旋轴包旋，并被小隔壁（平行旋转方向）分成许多管状小室，小室可排列成几层。壳壁似瓷质，无孔。具复口孔，在前壁上排成一行或两三行，有时连接成一条裂隙（图7—15）。早白垩世至现代。如：

Fasciolites Parkinson, 1811（宽带虫）壳球形、椭球形、圆柱形。小隔壁交错排列。有隔壁前通道及隔壁后通道。两排口孔，交错排列（图7—15）。古新世至始新世。

Ovalveolina Reichel, 1936（卵蜂巢虫）壳球形至卵形、房室多。相邻房室的小隔壁

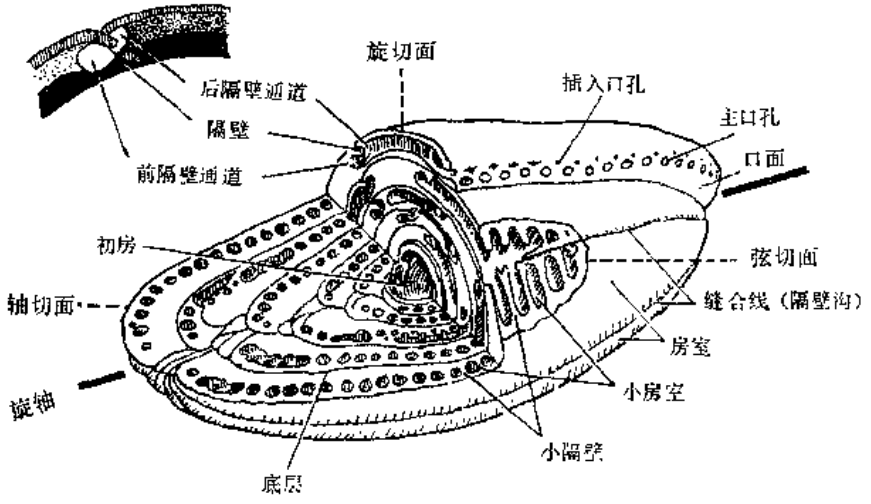


图 7—15 蜂巢虫科壳的构造

（*Fasciolites* 宽带虫，×32.5）

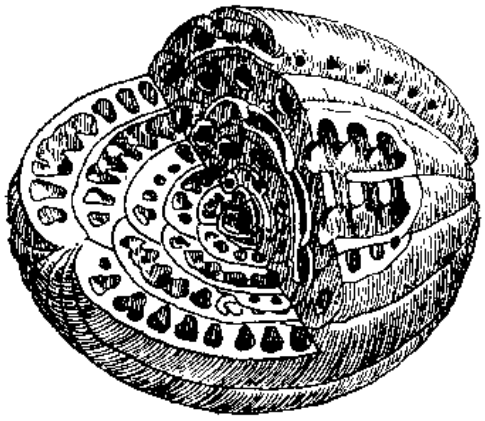


图 7—16 *Ovalveolina* 卵蜂巢虫，×50

位置一致，小隔壁短，间隔宽，具隔壁前通道；口孔单排（图7—16）。中新世。

4．轮虫亚目

1）节房虫超科 壳壁由单层放射状方解石晶体组成，微孔细。房室平旋式，单列式或绕一纵轴旋转，口孔位于壳缘或终室末端，呈放射状，裂隙状或圆形。二叠纪至现代。

Nodosaria Lamarck, 1812（节房虫） 多房室、呈单列式，直线型。横切面圆形。缝合线清楚与壳轴垂直。壳面光滑或具纵脊、纹线、小刺、突起等纹饰。末端口孔、放射状（图7—17，1）。二叠纪至现代。

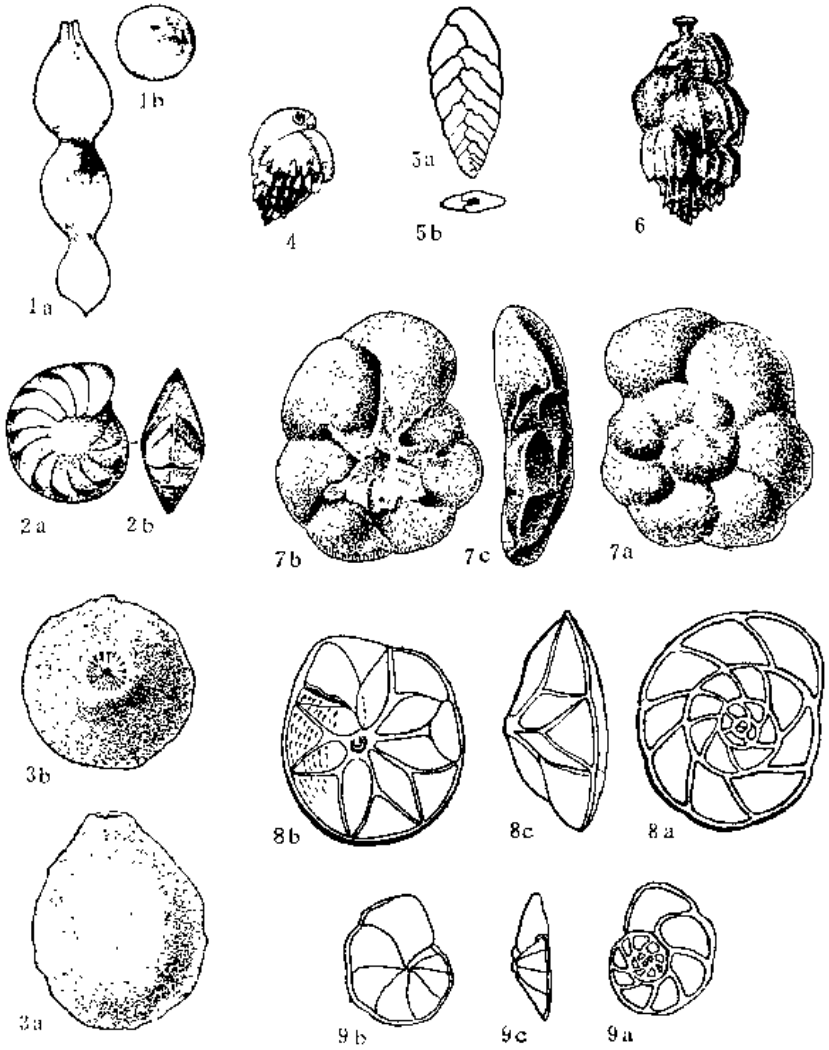


图 7—17 轮虫亚目

节房虫超科（1—*Nodosaria*，×31；2—*Lenticulina*，×5；3—*Oolina*，×58）；小泡虫超科（4—*Bulimina*，放大；5—*Bolivina*，放大；6—*Uvigerina*，×58）；圆盘虫超科（7—*Discorbis*，×17；8—*Asterigerina*，×45；9—*Cibicides*，放大）

Lenticulina Lamarck, 1804（扁豆虫）壳凸镜形、平旋，偶见微螺旋，两侧中央凸起成双壳顶，壳缘角状或棱脊状。缝合线放射状直或弯曲。表面可有各种壳饰如加厚突出的缝合线，突起及沿缝合线的节疣等。口孔位于壳缘角上，放射状（图7—17,2）。三叠纪至现代。

Oolina d'Orbigny, 1839（卵形虫）壳球形或卵形，单房室。壳面光滑或有纹线、细脊、网格等壳饰。口孔位于壳顶部，圆形，其外部周围可具放射沟，内部有口内管（图7—17,3）。侏罗纪至现代。

2）小泡虫超科　壳高螺旋、单列或双列。壳壁钙质微孔由放射状方解石晶体组成。口孔位于基部，裂隙状、扣眼状、逗点状，也可位于口面或末端，可具内齿板或口内管及颈。三叠纪至现代。

Bulimina d'Orbigny, 1826（小泡虫）壳早期三列，晚期趋于单列式。口孔从口面基部延至口面上部、呈扣眼状，其游离边缘具凸边，固着边缘附着在褶皱的内齿板上。内齿板固定的部分附于口孔下面的房室内壁；游离部分光滑或锯齿状，张开或卷曲近管状（图7—17,4）。古新世至现代。

Bolivina d'Orbigny, 1893（箭头虫）壳窄长、较扁，房室低而宽双列式排列。房室外侧部分向后延伸，形成强烈超覆。壳面光滑或具纹线，细脊，可具边缘脊。口孔扣眼状，从口面基部延至口面上部，边缘常翘起呈硬领状。具内齿板（图7—17,5）。白垩纪至现代。

Uvigerina d'Orbigny, 1826（葡萄虫）壳窄长，三列式，横切面圆形。房室膨大，表面光滑或具刺疣或纵脊。口孔末端、圆形、具无孔的颈，有时具瓶口唇；内齿板在其一侧有翼状突起（图7—17,6）。始新世至现代。

3）圆盘虫超科　壳螺旋式或其变形。壳壁钙质放射状，透明多微孔，无管系；隔壁单层或双层。口孔位于缘内、或口面上，或由此派生的其他类型。中三叠世至现代。

Discarbis Lamarck, 1804（圆盘虫）壳低螺旋式、凸平，腹侧扁平，壳缘棱角状。背侧可见所有房室，腹侧仅见终壳圈的房室。每个房室的腹壁向脐部延伸形成遮缘。缘内口孔裂隙状，位于腹侧脐外；遮缘两侧的次生缝合线孔经遮缘之下通入房室(图7—17,7)。古新世至现代。

Asterigerina d'Orbigny, 1839（星盘虫）壳低螺旋式，背侧可见3—5个壳圈，腹侧次生小房室环绕脐部排列成星射状（图7—17,8）。白垩纪至现代。

Cibicides de Montfort, 1808（面包虫）壳固着生长，低螺旋式，平凸到凹凸，壳缘棱角状，具无孔的棱边。背侧露旋、平到凹，微孔较粗；腹侧包旋强烈突起微孔较细。缘内口孔裂隙状，具窄唇，沿旋缝合线可延伸到背侧（图7—17,9）。白垩纪至现代。

4）轮虫超科　壳壁多层，隔壁双层（轮虫式），具管系，微细构造放射状。无原生口孔或大型壳孔，常在口面或其他部位具次生口孔，可能有缘内隔壁孔。晚白垩世至现代。

Rotalia Lamarck, 1804（轮虫）壳低螺旋式，凸透镜形至凸平，微孔粗，房室多，每壳圈8—17个。背侧光滑；腹侧具脐塞，被许多交叉的裂缝割裂成许多突起及小柱，挤满腹侧中央，各壳圈的小柱不连续，有时可接合使裂缝弥合形成中心体。具管系（图7—18,1）。白垩纪至现代。

Ammonia Brünnich, 1772，（卷转虫）壳低螺旋式，双凸，3—4个壳圈。缝合线微弯，在腹侧下凹；腹侧沿缝合线及脐区具小疣。幼壳脐部具开放的裂缝及脐塞；成年壳的脐塞分裂成许多小柱及突起，脐塞可向内伸达初房。无脐部管系。缘内口孔，弧形（图7—18,2）。中新世至现代。

Elphidium de Montfort, 1808（希望虫）壳透镜状，平旋包旋式，房室多。次生双层隔壁，具复杂管系：沿脐部边缘的盘旋管，垂直穿过脐塞的脐管，缝合线下的隔壁管以及由隔壁管分出的支管，沿缝合线成排的小坑即为支管的开口处。壳面常具平行壳缘的沟和脊，有时壳表光滑或具细疣。口孔为一排小孔，位于口面基部（图7—18,3）。始新世至现代。

货币虫科（Nummulitidae） 壳平旋，多包旋，少数露旋，仅一个属成年壳呈环圈状排列。两侧稍不对称到对称。中层房室多、简单或细分成小房室；边层房室可有可无。管系复杂，由隔壁管，边缘管及垂直管组成。口孔位于前壁基部，弧形。如：

Nummulites Lamark, 1801（货币虫） 壳透镜状，圆片形或长圆形。壳包旋，房室多而简单，不细分成小房室，无边层房室（图7—18,4）。第三纪。

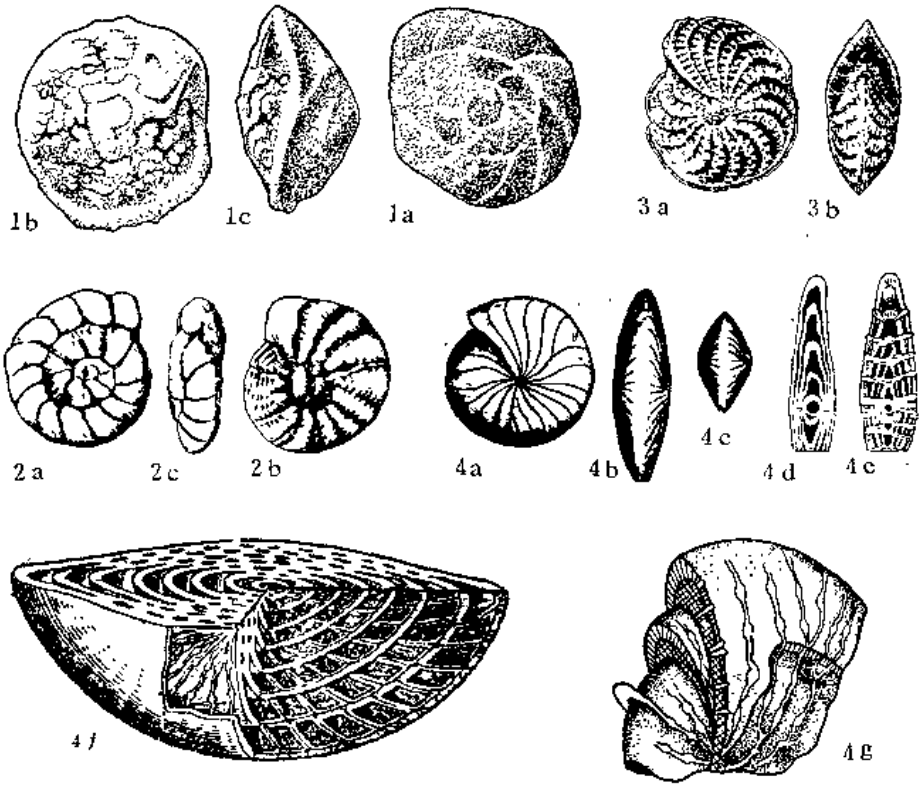


图 7—18 轮虫亚目

轮虫超科：1—*Rotalia*, ×16；2—*Ammonia*, ×15；3—*Elphidium*, ×28；4—*Nummulites*（4a—侧视；4b、4c—壳缘视；4d、4e—横切面，示小柱和边缘索；4f—壳横切面及旋切面的一部分；4g—部分壳的模示图），放大

5）抱球虫超科 本超科都是浮游有孔虫。壳平旋，螺旋或由此式变的其他形式。房室多呈球形，也可变扁或呈其他形状。壳壁钙质透明多孔，微孔粗，微细构造放射状，多层；隔壁双层式。表面可具刺、棱脊等壳饰，单口孔或复口孔，位于缘内或口面或终室末端，具唇，常有次生口孔。中侏罗世至现代。

Globigerina d'Orbigny, 1826（抱球虫） 壳低螺旋式，房室球形到卵形。每个壳圈房室数目不多。壳面光滑或具小坑、网纹或细刺等。缘内口孔位于脐部，圆形洞开，有些种有微向脐外延伸的趋势（图7—19,1）。第三纪至现代。

Orbulina d'Orbigny, 1839（圆球虫）成年壳为单一球形，少数由2—3个球形房室组成。微球型壳，早期低螺旋式排列成抱球虫式，后期为球形的终室所完全或部分包裹。早期口孔为缘内口孔位于脐部；后期为复口孔，为许多散布于壳面的小圆孔；沿缝合线有一排圆形次生口孔。显球型壳由逐层包裹的几个球形房室构成，外表仅见球形的终室（图7—19，4）。中新世至现代。

Rotalipara Brotzon, 1942（轮孔虫）壳低螺旋式，双凸或平凸，具脐。壳缘棱角状，具棱状镶边，房室卵形或斜方形。背侧缝合线弯曲，下凹或凸起，常加厚成串珠状；腹侧缝合线微弯或放射状，与壳面平或下凹。壳面光滑或具疣结。缘内口孔，从脐部延至脐外；腹侧沿每条缝合线靠近脐部，有一个次生缝合线口孔，偶尔有两个以上的，具唇（图7—19，2）。晚白垩世。

Globotruncana Cushman, 1927（截球虫）壳低螺旋式，双凸、平凸或凸凹型。脐宽，壳缘圆，具无孔的边缘或1—2条棱脊状镶边。房室卵圆形、半球形、斜方形或截顶多角形。缝合线弯曲或放射状、背侧下凹或凸起，可加厚成串球状；腹侧下凹，少数突出壳面。壳面光滑或具皱纹、细疣。缘内口孔位于脐部，具小盖及辅助口孔（图7—19，3）。晚

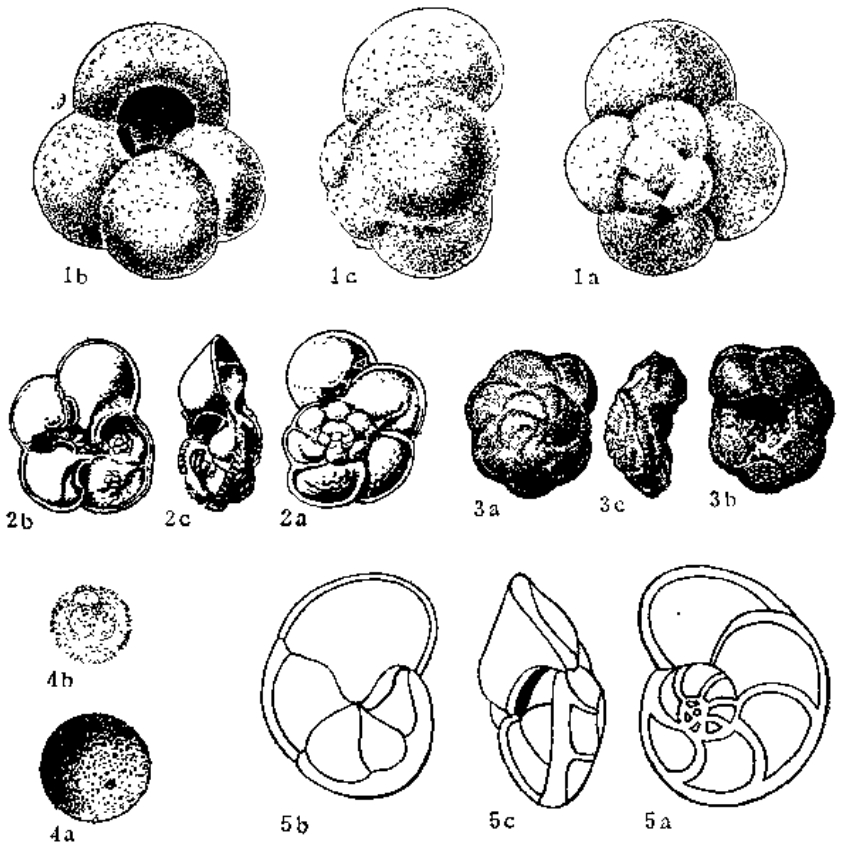


图 7—19 轮虫亚目

抱球虫超科：1—*Globigerina*，×87；2—*Rotalipora*，×43；3—*Globotruncana*，×33；4—*Orbulina*，4a×63，4b放大；5—*Globorotalia*，放大

白垩世。

Globorotalia Cushman, 1927（圆 幅虫）壳低螺旋式，双凸或平凸，壳缘具无孔棱脊镶边。房室斜方形或棱锥形。缝合线下凹到凸起，常加厚。表面光滑或具网纹、茸刺。缘内口孔，月牙形，从脐部伸到脐外，具铲形或三角形的唇（图7—19，5）。第三纪至现代。

6）圆片虫超科　壳以低螺旋式为主，多数扁圆形。壳壁由方解石组成，透明多孔放射状；多层壳壁，双层隔壁。原生口孔或有或无。白垩纪至现代。

Orbitoides d'Orbigny, 1848（圆片虫）壳凸镜形，胚壳由2—4个房室组成，畸形的多于四个房室，且排列不规则。中层房室弓形，边层房室从不发育到发育良好，呈裂隙状（图7—20、2）。晚白垩世。

Discocyclina Gümbel, 1870（盘环虫）壳圆盘形或透镜状，中切面圆形。微球型壳的胚壳由若干螺旋排列的小房室组成。中层房室长方形或近六边形，相邻环圈的中层房室其放射壁交错排列。房室间有环状或放射状芽茎相通，芽茎位于靠近胚壳的一端（图7—20）。古新世至始新世。

7）诺宁虫超科　壳平旋或螺旋式。壳壁透明多孔微粒状，单层或双层。口孔位于缘内、口面或壳缘，向两侧延伸。晚三叠世至现代。

Nonion de Montfort, 1808（诺宁虫）壳侧视近圆形，包旋，壳缘圆或瓣状，两侧略扁，均有脐，如次生壳质充填成圆疱或小突起。房室多，逐渐增大，隔壁单层；缝合线清晰，下凹，放射状或稍弯。缘内口孔，弧形裂隙状，位于壳缘，或呈一系列小孔位于口面基部（图7—20，5）。第三纪至现代。

Anomalina d'Orbigny, 1826（异常虫）壳低螺旋或近平旋式，壳缘圆，侧视椭圆形，

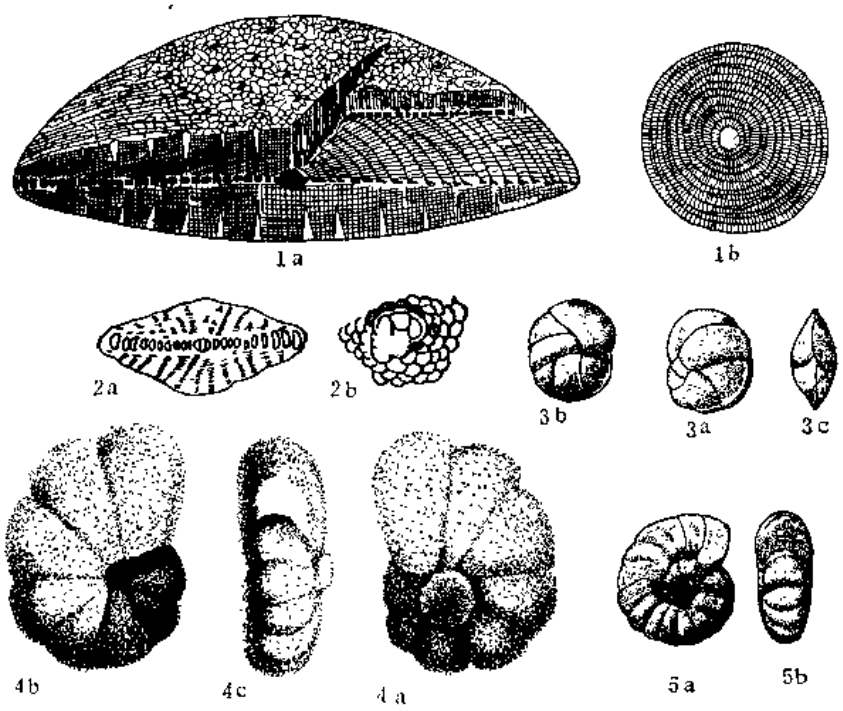


图 7—20　轮虫亚目

圆片虫超科（1—*Discocyclina*，放大；2—*Orbitoides*，放大）；盔形虫超科（3—*Cassidulina*，放大），诺宁虫超科（4—*Anomalina*，放大；5—*Nonion*，×42）

背侧具壳顶圆疤，腹侧脐部下凹；每壳圈房室少，隔壁双层，缝合线清楚，下凹、放射状排列。缘内口孔位于壳缘，微向腹侧延伸（图7—20，4）。第三纪至现代

8）盔形虫超科　壳双卷式，平旋，螺旋或单列式。壳壁由颗粒状方解石组成，具微孔；隔壁单层或双层。口孔单一或复合，简单的呈裂隙状、扣眼形。晚三叠世至现代。

Cassidulina d'Orbigny, 1826（盔形虫）壳透镜形，无脐，两侧中央均突起，壳缘棱角状。房室双卷式排列，两侧房室交错排列，每个房室一侧达中央则另一侧仅达周部，在壳缘处可见锯齿状交错线。缝合线清楚，与壳平齐。表面光滑。口孔裂隙状，由终室基部向上延伸到口面，方向平行壳缘，其前沿具唇（图7—20,3）。始新世至现代。

三、纺锤亚目(Fusulinina)

纺锤又名纺缍虫，是一种已经绝灭的原生动物，通常认为纺锤是一种浅海底栖动物，生活于水深100米左右热带或亚热带的平静正常浅海环境。

纺锤具钙质微粒状壳，一般大如麦粒，最小者不到1毫米，大者可达20—30毫米以上。

（一）纺锤壳形态及构造

1．壳的基本形态及构造

纺锤亚目具多房室包旋壳，常呈纺缍形或椭圆形，有时成圆柱形，少数壳短成球形或透镜形。

纺锤壳的初房位于壳中央，多为圆形，有时呈椭圆或不规则形。初房上有一圆形开口，是细胞质溢出的孔道。细胞质在初房外继续分泌壳质形成的壳壁叫旋壁，旋壁围绕一设想轴增长，同时向旋轴两端伸展，包裹初房。旋壁前端向内弯曲形成隔壁。按上述方式依次生长形成多房室。两条隔壁之间即为一个窄长的房室每绕旋轴一圈即构成一个壳圈，壳圈从内到外层层包裹。终室前方的壳壁称为前壁，在壳的增长过程中，当后一个房室形成时，原有的前壁即变成了隔壁。前壁上不具口孔，生物靠壁孔与外界相通（图7—21，1）。

纺锤壳隔壁上有许多垂直表面的小孔，叫做隔壁孔。除此之外，还在隔壁基部中央由再吸收作用形成一个开口；相邻隔壁上的开口位置相对，彼此贯通形成通道，通道两旁有致密方解石次生堆积形成从内到外盘旋的两条隆脊，叫旋脊（图7—21,1、3）。如果有好几个通道，称为复通道（图7—21，5）。某些高级的纺锤类，在隔壁基部有一排小孔，叫做列孔；列孔两旁相当于旋脊的堆积物，叫做拟旋脊（图7—21,4,8）。部分旋脊不发育的纺锤，其轴部常被次生钙质所充填，叫做轴积（图7—21,5）。旋脊、拟旋脊和轴积都是次生堆积物，一般认为它们是大致同时形成的。

由于纺锤类具包旋壳，只能在各种切面上进行内部构造的观察研究。一般主要用下面几种切面（1）轴切面、即通过初房、平行于设想旋轴的切面；（2）旋切面、通过初房、垂直于旋轴的切面；（3）弦切面、不通过初房、平行于旋轴的切面。其余切面不作介绍(图7—22)。

2．纺锤壳构造的变化

1）壳形的变化纺锤壳形状多样，前已述及，按壳长宽比例可分为三种：壳长指平行于轴方向上壳的最大长度；壳宽是垂直于轴的方向上的最大宽度。

（1）长轴型：壳长大于壳宽，如纺缍形壳。

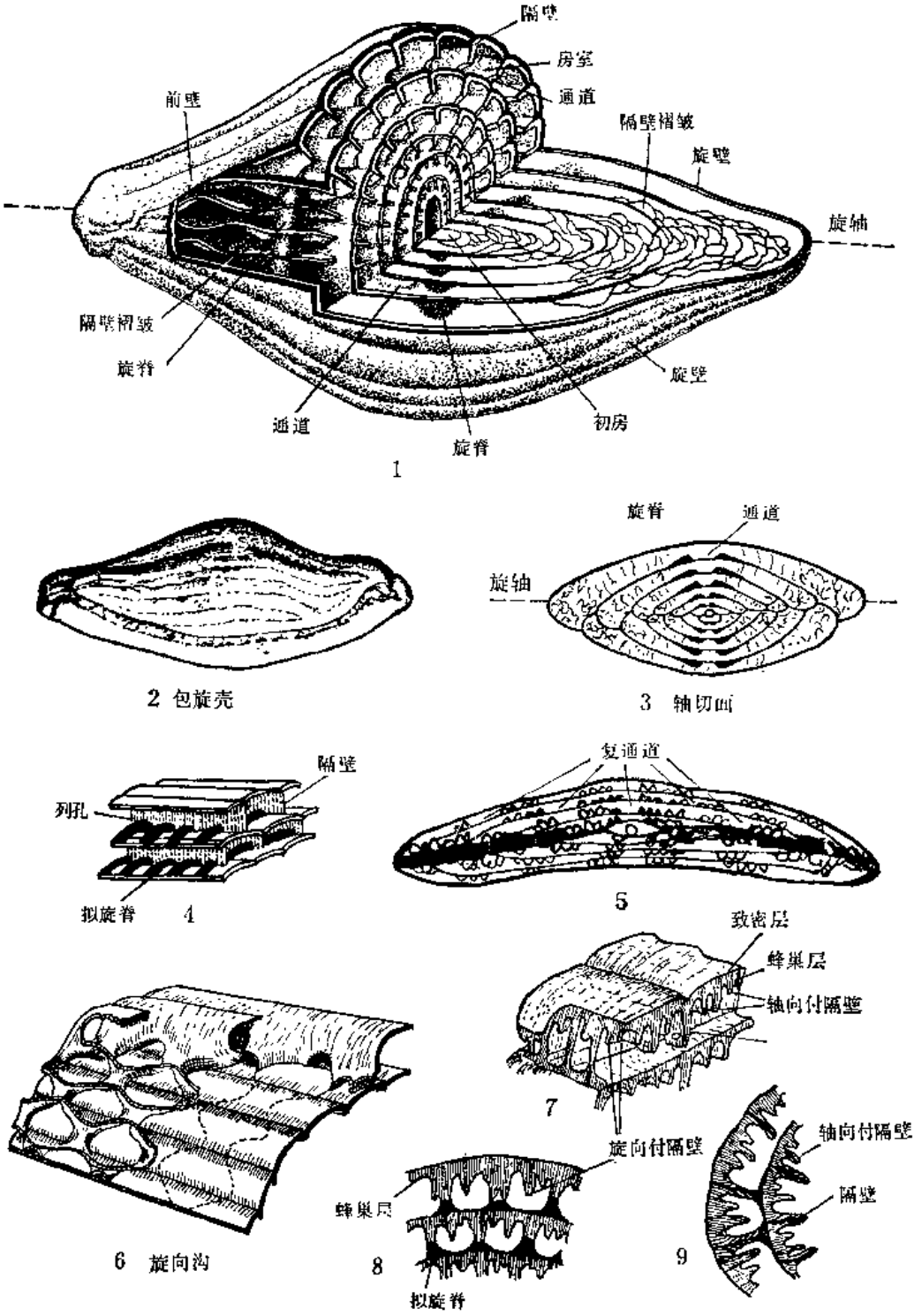


图 7—21 鏈壳的构造

1—壳的剖视图；2—外壳；3—轴切面；4—9—内部构造

（2）等轴型：壳长等于壳宽，如球形壳。

（3）短轴型：壳长小于壳宽，如透镜形壳。

2）隔壁的变化 早期较低级的鏈类，其隔壁通常是平直的。以后发展到隔壁两端褶

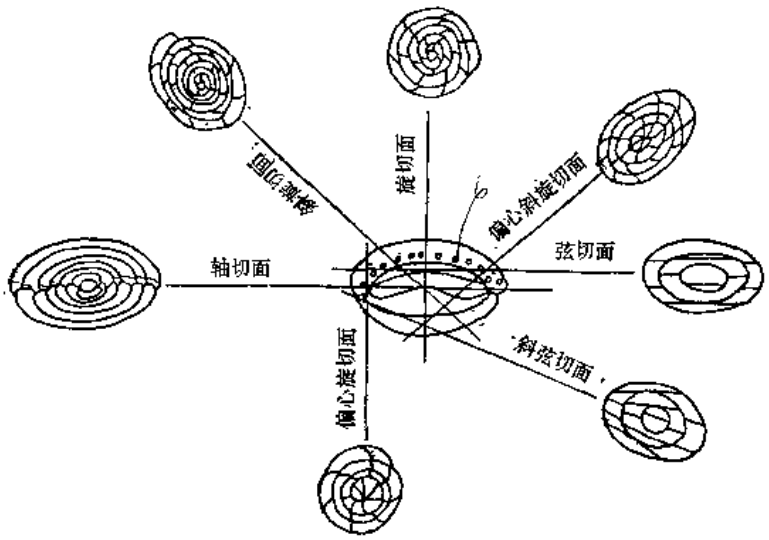


图 7—22　鏈壳切面方向

皱或仅下部褶皱，进而达到全面褶皱。由于隔壁的褶皱使鏈的构造复杂化，褶皱强烈程度因属种而不同。个别的属其相邻隔壁的下部褶皱，相向拱起相互接触，其接触部分通常贯通形成一垂直于旋轴方向的连续通道，叫做旋向沟（图7—21,6）。

3）旋壁的变化　鏈壳旋壁具分层结构，比较复杂，是鏈亚目分类的重要依据之一。鏈壳旋壁由原生壁和次生壁组成。前者包括致密层、透明层和蜂巢层，后者包括内、外疏松层。现分述如下（图7—23）：

（1）致密层　是一层薄的黑色致密的层，在薄片中呈一条黑线，所有的鏈都具有致

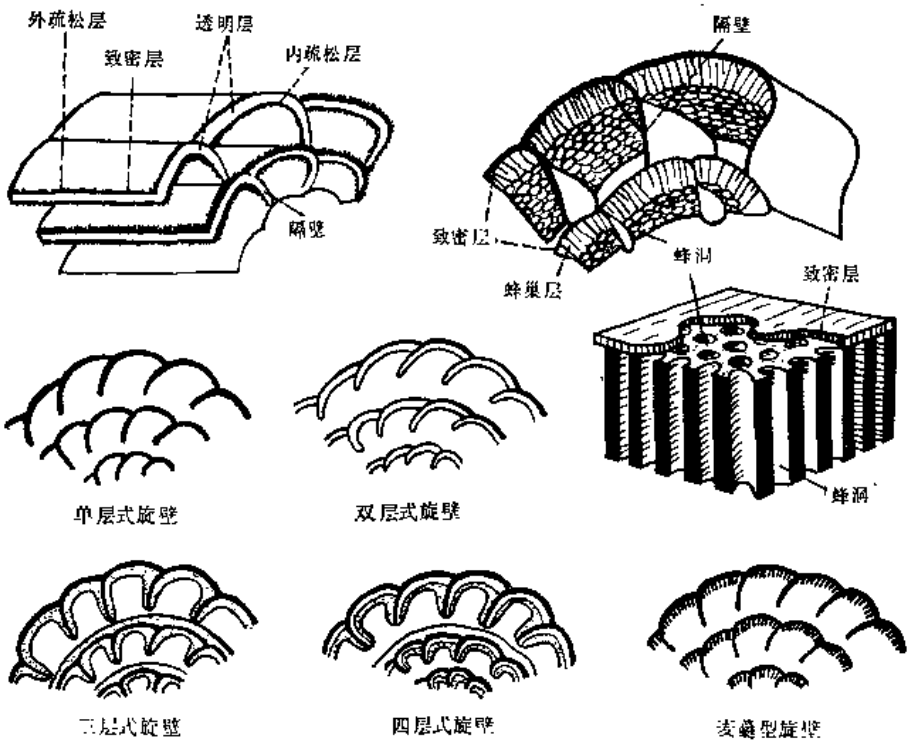


图7—23　鏈壳旋壁的微细构造

密层。

（2）透明层　在致密层之下，为一层浅色透明的壳质，在较低级鲢类中具这种构造。

（3）蜂巢层　位于致密层之下，为一层较厚的具蜂巢状构造的壳层。它具有很多垂直壳面排列的蜂洞，在垂直旋壁的切面上表现为许多垂直表面的整齐的短黑线；而贴旋壁的弦切面上表现为许多近多边形的小孔被暗色薄壁所包围。据不少学者研究认为蜂洞原来是中空的，且越往外越变细，最后至少有一部分穿透了致密层。蜂巢层是较高级鲢特有的构造。

（4）疏松层　是壳壁上一种次生堆积。通常为不太致密、不均一的灰黑色半透明层，附于原生的致密层或透明层的表面。位于壳壁外表面的（即附于致密层之上的）叫外疏松层；位于壳壁内表面（即附于致密层或透明层之上的）叫内疏松层。终壳圈的外表面不见外疏松层，说明它们是一种次生堆积。

不同鲢类具有不同的旋壁构造，归纳起来可以分为以下几种类型。

（1）单层式　旋壁仅由一层致密层组成。一般是早二叠世晚期较高级的鲢所有，如*Sumatrina*（苏门答腊鲢）。某些鲢类的旋壁仅由一层浅灰色，不透明、一般颜色比致密层浅而较透明层深的疏松物质组成，有人称为原始层，但其含义很不清楚，有待进一步研究。

（2）双层式　又有两种类型，一是致密层下仅具透明层，又称为古纺缍鲢型旋壁，如*Palaeofusulina*（古纺缍鲢）；二是致密层下具蜂巢层，一般称麦鲢型，如*Triticites*(麦鲢)。

（3）三层式　旋壁由致密层和内、外疏松层组成，称原小纺缍鲢型。这是比较低级的鲢类具有的旋壁构造。如*Profusulinella*（原纺缍鲢）。此外在一些高级鲢类中，旋壁由致密层、蜂巢层及内疏松层组成，称费伯克鲢型。多出现于早二叠世，如*Verbeekina*（费伯克鲢）。

（4）四层式　旋壁由致密层、透明层及内、外疏松层组成，称小纺缍鲢型。如*Fusulinella*（小纺缍鲢）。

4）副隔壁：在二叠纪出现的许多鲢类中，其蜂巢层局部规则的下延聚集形成比隔壁略短的薄板叫副隔壁。薄板方向与旋轴平行即与隔壁平行的叫轴向副隔壁；其方向与旋轴垂直即与隔壁直交的叫旋向副隔壁。具副隔壁的低级属种仅具旋向副隔壁，如*Cancellina*（格子鲢），而高度发展的属种则具有两组副隔壁。如*Yabeina*（矢部鲢）。有些鲢类在旋向副隔壁之间还有较短的次级旋向副隔壁（图7—21,7,8,9）。

（二）鲢亚目的分类

鲢类化石自菲舍尔（Fischer）于1829年首次发现以后，至今已有近一个半世纪的研究历史。我国最早研究鲢化石的是李四光教授，他对鲢类的研究工作，受到国际地质学界的重视，并为中国鲢类的研究奠定了良好的基础。鲢类的系统分类是从1925年才开始进行的。各家在分类根据上无太大分歧，主要是依据壳的形状、旋壁构造、隔壁性质以及各种次生堆积发育情况等。但由于每个古生物学家进行分类研究时，对上述各特征的重要性各有侧重，所以提出的具体分类方案也不尽相同，至今未能取得一致意见。现将近年来的几种分类列表介绍如下：

劳梭等（苏） Раузер—Черноусова	盛　金　章	罗索夫斯卡娅（苏） Росовская	洛布利奇和塔潘（美） Loeblich and Tappaa
1959	1962	1969	1974
籐　目	籐　目	籐　目	籐 超 科
纺缍籐超科	纺缍籐超科	纺缍籐超科	小泽籐科
小泽籐科	小泽籐科	似内卷籐科	小泽籐亚科
史塔夫籐亚科	小泽籐亚科	小泽籐科	假史塔夫籐亚科
小泽籐亚科	史塔夫籐亚科	小泽籐亚科	史塔夫籐科
纺缍籐科	纺缍籐科	假史塔夫籐亚科	史塔夫籐亚科
小纺缍籐亚科	小纺缍籐亚科	苏伯特籐科	假内卷籐亚科
纺缍籐亚科	纺缍籐亚科	苏伯特籐亚科	苏伯特籐科
始纺缍籐亚科	苏伯特籐科	布尔顿籐亚科	苏伯特籐亚科
苏伯特籐科	苏伯特籐亚科	纺缍籐科	布尔顿籐亚科
苏伯特籐亚科	布尔顿籐亚科	小纺缍籐亚科	纺缍籐科
布尔顿籐亚科	希瓦格籐科	纺缍籐亚科	小纺锤籐亚科
希瓦格籐科	费伯克籐超科	始纺缍籐亚科	纺缍籐亚科
希瓦格籐亚科	费伯克籐科	希瓦格籐科	始纺缍籐亚科
复通道籐亚科	费伯克籐亚科	希瓦格籐亚科	希瓦格籐科
费伯克籐超科	米斯籐亚科	假希瓦格籐亚科	希瓦格籐亚科
费伯克籐科	新希瓦格籐科	费伯克籐超科	假希瓦格籐亚科
新希瓦格籐科	新希瓦格籐亚科	费伯克籐科	复通道籐亚科
	苏门答腊籐亚科	费伯克籐亚科	朱森籐亚科
		米斯籐亚科	费伯克籐科
		新希瓦格籐科	费伯克籐亚科
		新希瓦格籐亚科	米斯籐亚科
		苏门答腊籐亚科	新希瓦格籐科
		？泰国籐亚科	新希瓦格籐亚科
			苏门答腊籐亚科
			泰国籐亚科

本书基本上采用盛金章1962年在《中国的籐类》一书中的分类。但将籐类作为亚目。

（三）籐各类别的化石代表

1．纺缍籐超科（Fusulinidea）　壳包旋，很少露旋，隔壁平直到褶皱，旋壁由原生层（致密层、透明层、蜂巢层）及次生层（疏松层）组成。有时有旋脊、轴积、通道、复通道和旋向沟。石炭纪至二叠纪。

1）小泽籐科（Ozowainellidae）：壳小包旋，很少露旋，一般为短轴型，有的呈等轴型。壳圆盘形、凸镜形或近球形，旋壁构造个别为单层式，多数具致密层及内外疏松层的三层式，较进化者为四层式。隔壁平，旋脊发育。石炭纪至二叠纪。

Ozawainella Thompson, 1935（小泽籐）壳小，透镜形，壳缘成锐角。旋壁较薄，由致密层及内外疏松层组成。某些大个体具透明层，隔壁多而平直，旋脊发育，向两侧延长达到旋轴两端（图7—24,1）。中石炭世至二叠纪。

Eostaffella Rauser, 1948（始史塔夫籐）壳微小到小，透镜形。壳缘钝圆，有时稍具棱角。壳圈包卷较紧，全部包旋。旋壁薄由致密层及内、外疏松层组成。隔壁平，旋脊小而显著（图7—24,2,。早—中石炭世。

Pseudostaffella Thompson, 1942（假史塔夫籐）壳微小到小，椭圆形或近球形，壳

缘宽圆或平。旋壁由致密层及内、外疏松层组成，有时可见极薄的透明层。旋脊非常发育，常延伸到两极。隔壁平（图7—24,4）。中石炭世。

Nankinella Lee, 1933（南京纺）壳中等，透镜形，壳缘尖圆。壳圈常为8—14圈，旋壁由致密层及透明层组成，透明层之内往往和内疏松层合并，因旋壁常矿化构造不易看清。隔壁平，旋脊小（图7—24,3）。二叠纪。

2）苏伯特纺科（Schubertellidae）壳包旋，短纺缍形至圆筒形。早期壳圈的中轴有时和外圈中轴斜交或正交。旋壁薄，由致密层及内外疏松层或由致密层及透明层二层组成。隔壁极薄，平或轻微褶皱到强烈褶皱。具旋脊，有时具轴积。中石炭世至二叠纪。

Schubertella Staff et Wedekind, 1910（苏伯特纺）壳小，纺缍形至粗纺缍形，两极钝圆，壳长一般小于2毫米。最初1—2壳圈的中轴与外圈中轴斜交或正交。旋壁薄由致密层及其下比较透明的层（可能为内疏松层）组成，有些旋壁为单层。隔壁平，旋脊发育（图7—24,5）。中石炭世至二叠纪。

Codonofusiella Dunban et Skinner, 1937（喇叭纺） 壳微小到小，最初3—4个壳圈纺缍形或粗纺缍形，终壳圈不包旋展开如喇叭形。旋壁薄，由致密层及透明层二层组成。隔壁强烈褶皱，旋脊不显著（图7—24,6）。二叠纪。

Palaeofusulina Deprat, 1912（古纺缍纺）壳小，粗纺缍形，中部膨大，两端钝圆。4—5个壳圈，包旋较松。旋壁薄，由致密层及透明层二层组成。隔壁薄，全面褶皱，非常强烈。无旋脊，初房大（图7—24,7）。晚二叠世。

3）纺缍纺科（Fusulinidae）壳包旋，纺缍形、粗纺缍形到圆柱形。早期壳圈旋轴

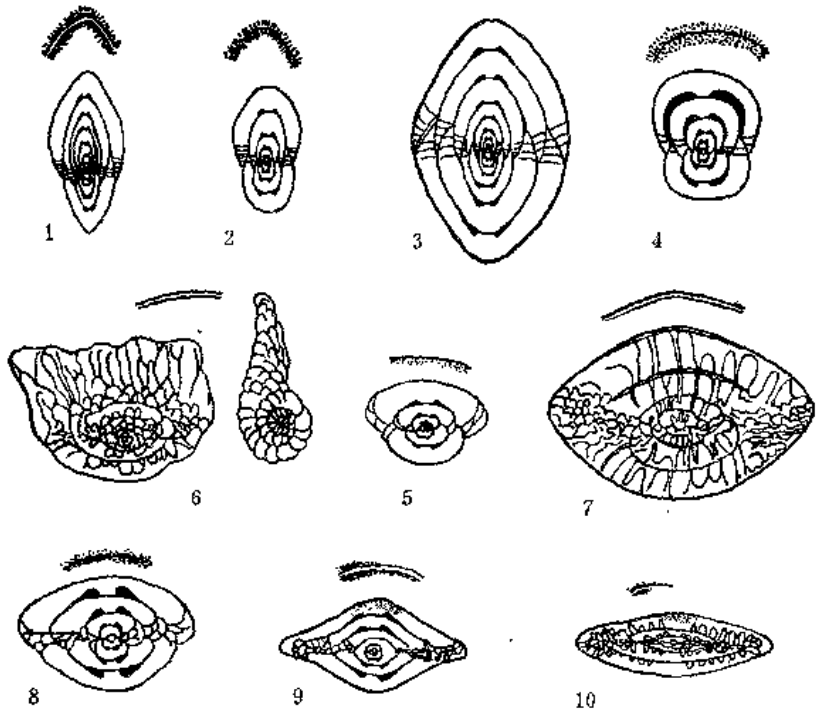


图 7—24 纺亚目

小泽纺科（1—*Ozawainella*，约×40；2—*Eostaffella*，约×80；3—*Nankinella*，约×25；4—*Pseudostaffella*，约×30）；苏伯特纺科（5—*Schubertella*，约×20；6—*Codonofusiella*，约×20；7—*Palaeofusulina*，约×20）；纺缍纺科（8—*Profusulinella*，约×15；9—*Fusulinella*，×10；10—*Fusulina*，×5）

有时和外圈旋轴斜交或正交。隔壁平到褶皱。旋壁多为四层式，少数由三层或两层组成。旋脊发育程度不一。中石炭世至二叠纪。

Profusulinella Rauser et Beljaev, 1936（原小纺缍鲢）壳微小到小，纺缍形到粗纺缍形，通常4—6个壳圈，旋壁由致密层和内、外疏松层三层组成，隔壁平或在两极微弱褶皱，旋脊粗大（图7—24,8）。中石炭世。

Fusulinella Moeller, 1877（小纺缍鲢）壳小到中等，粗纺缍形到长纺缍形。6—9个壳圈。旋壁由致密层，透明层及内，外疏松层四层组成。隔壁中部平，两端褶皱。旋脊发育（图7—24,9）。中石炭世。

Fusulina Fischer de Waldhein, 1829（纺缍鲢）壳小到大，纺缍形到长纺缍形。5—10个壳圈，旋壁由致密层、透明层及内，外疏松层四层组成。隔壁全面强烈褶皱。旋脊较小（图7—24、10）。中石炭世。

4）希瓦格鲢科（Schwagerinidae）壳中等到特大，纺缍形、圆柱形或近球形。旋壁由致密层及蜂巢层构成，隔壁褶皱由较弱到十分强烈，有时具旋向沟或复通道。旋脊有或无。晚石炭世至二叠世。

Triticites Girty, 1904（麦鲢）壳小到大，粗纺缍形到纺缍形。可多达10个壳圈。旋壁由致密层及蜂巢层组或。隔壁中部平，两端褶皱，有时可达侧坡。旋脊发育（图7—25，1）。晚石炭世至二叠纪。

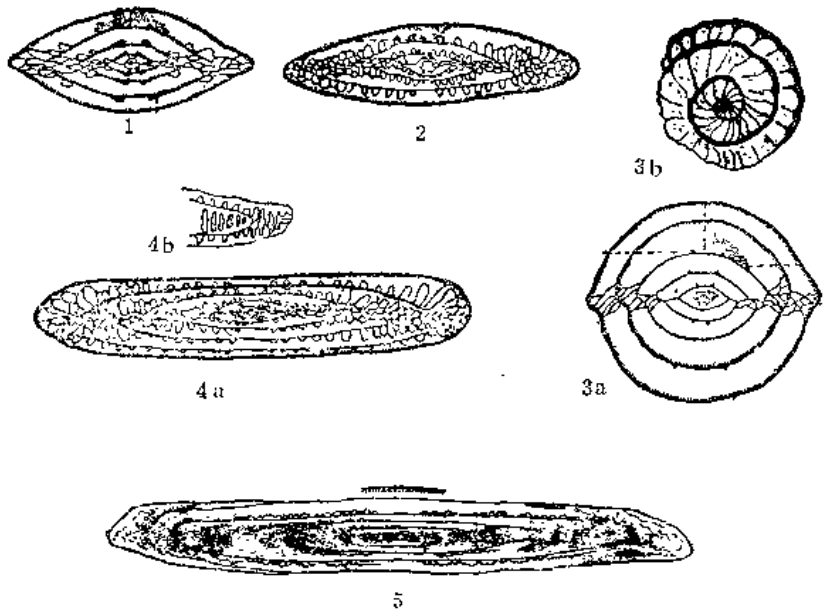


图 7—25 鲢亚目

希瓦格鲢科：1—*Triticites*，×5；2—*Schwagerina*，×5；3—*Pseudoschwagerina*，3a，轴切面，×5，3b，旋切面，放大；4—*Parafusulina* 4a，轴切面，×5，4b，弦切面，部分放大；5—*Monodiexodina*，约×4

Schwagerina Moeller, 1877（希瓦格鲢） 壳小到巨大，纺缍形，长纺缍形或圆柱形，6—10个壳圈。旋壁由致密层及蜂巢层组成，蜂巢层很粗。隔壁全面褶皱，强烈而不规则。旋脊无或仅见于幼壳（图7—25,2）。晚石炭世至二叠纪。

Pseudoschwagerina Dunbar et Skinner, 1936（假希瓦格鲢）壳中等到大，粗纺缍形到近球形。通常具6—9个壳圈，最初1—4个壳圈紧密包旋，呈纺缍形；以后壳圈骤然放

松，最后一个壳圈又收紧。旋壁由致密层及细蜂巢层组成。隔壁薄，平或微褶皱；旋脊细小，常见于初生的若干壳圈，在外部壳圈上不发育或无（图7—25，3）。晚石世炭至二叠纪。

Parafusulina Dunbar et Skinner, 1931（拟纺缍鏈） 壳大，长纺缍形至圆柱形。旋壁由致密层及粗蜂巢层组成。隔壁褶皱强烈而规则，形成旋向沟。一般无旋脊。本属双形现象显著，微球型壳可长达35毫米（图7—25、4）。早二叠世。

Monodiexodinn Sosnina, 1956（单通道鏈） 壳巨大，长圆柱状，一般10毫米以上，可达30毫米。包旋很密。旋壁由致密层及蜂巢层组成。隔壁下半部褶皱，排列非常整齐。无旋脊。中央一个明显的通道，轴积发育（图7—25,5）。早二叠世。

2．费伯克鏈超科（Verbeekinidea） 壳包旋，早期壳圈旋轴与外圈旋轴有时斜交。旋壁一般由致密层及细密的蜂巢层组成，有时有内疏松层。隔壁平直。有的具旋向及轴向二组副隔壁，有拟旋脊及列孔。二叠纪。

1）费伯克鏈科（Verbeekinidae）壳粗纺缍形到近球形，旋壁由致密层及蜂巢层组成，有时具极薄的内疏松层。隔壁平，具拟旋脊，发育程度不一，有列孔。二叠纪。

Verbeekina Staff, 1909（费伯克鏈）壳中等到巨大，球形或近球形。壳圈密，房室多，12—21个壳圈，初生几个壳圈内孔虫式。旋壁很薄，由致密层，细蜂巢层及内疏松层组成。隔壁平，拟旋脊见于内部数圈及外部数圈，不连续，在中部壳圈上极不发育，有列孔（7—26,1）。早二叠世。

Misellina Schen et Thompson, 1940（米斯鏈）壳小到大，粗纺缍形至椭圆形，通常8—15个壳圈。初生壳圈内孔虫式。旋壁由致密层、细蜂巢层及内疏松层组成。隔壁平，拟旋脊及列孔发育（图7—26,2）。早二叠世。

Pseudodoliolina Yabe et Hanzawa, 1932（假桶鏈）壳中等到大，圆筒形或冬瓜形，两端钝圆，中部平或微凸。12—14个壳圈，包旋紧。旋壁极薄，仅由一致密层组成。隔壁平，拟旋脊窄而高，有时可达壳室之顶，发育完善，有列孔（图7—26，3）。早二叠世早期。

2）新希瓦格鏈科（Neoschwagerinidae）壳圆筒形到近球形，旋壁由致密层及蜂巢层组成，某些高度发展的属，仅为一致密层。拟旋脊发育，列孔很多。具有副隔壁。早二叠世。

Neoschwagerina Yabe, 1903（新希瓦格鏈） 壳中等到大，粗纺缍形，11—20壳圈。旋壁由致密层及蜂巢层组成。蜂巢层极细。原始种仅具一级旋向副隔壁，进化的种具一级及次级旋向副隔壁和轴向副隔壁。拟旋脊低而宽，一级旋向副隔壁下延与拟旋脊相连（图7—26,4）。早二叠世晚期。

Cancellina Hayden, 1909（格子鏈） 壳小到中等，粗纺缍形，10—12个旋圈，旋壁极薄，由致密层及薄而细的蜂巢层组成。副隔壁薄，原始的种只有一级旋向副隔壁，进化种在外部壳圈出现次级旋向副隔壁及轴向副隔壁。拟旋脊高而窄，常与一级旋向副隔壁相连（图7—26,5）。早二叠世。

Yabeina Deprat, 1914（矢部鏈） 壳大到巨大，粗纺缍形，少数纺缍形。壳圈数目多，旋壁由致密层及细蜂巢组成。隔壁多而薄，具一级及次级旋向副隔壁及轴向副隔壁，副隔壁下半部固结成不透明的薄板状。形状不规则。拟旋脊细小，列孔圆而多（图7—26,6）。

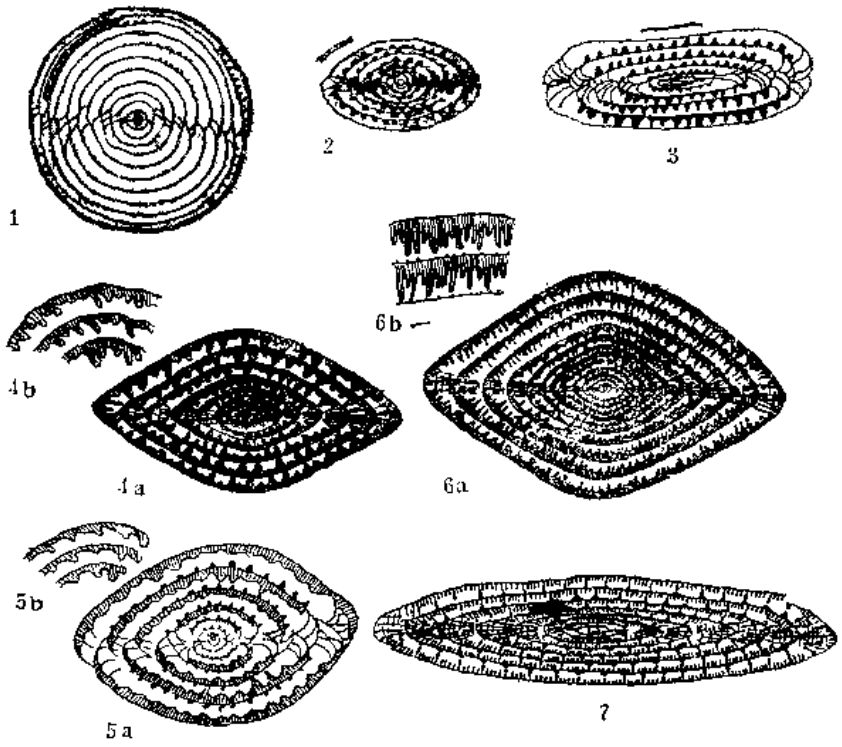


图 7—26 籤亚目

费伯克籤科（1—*Verbeekina*，×5；2—*Misellina*，放大；3—*Pseudodoliolina*，约×7.5）；新希瓦格籤科（4—*Neoschwagerina*，放大；5—*Cancellina*，约×16；6—*Yabeina*，放大；7—*Sumatrina*，约×7.5）

早二叠世晚期。

Sumatrina Volz, 1904（苏门答腊籤） 壳中等到大，长纺缍形或近圆柱形，8—10个壳圈，旋壁薄，仅见致密层，隔壁薄而平。副隔壁上部细，下部膨大呈钟摆状。一级旋向副隔壁长，下延与拟旋脊相连，次级旋向副隔壁及轴向副隔壁规则。拟旋脊窄而高。列孔多（图7—26,7）。早二叠世晚期。

（四）籤的演化

籤类自早石炭世后期出现至二叠纪后期绝灭。在这段不太长的地质历程中，籤壳构造却发生了迅速而又显著的变化。而且这些变化的连续性又是十分清楚的。这对于研究籤的演化提供了有利的条件。现将籤壳某些主要变化趋向归纳如下：（图 7—27）。

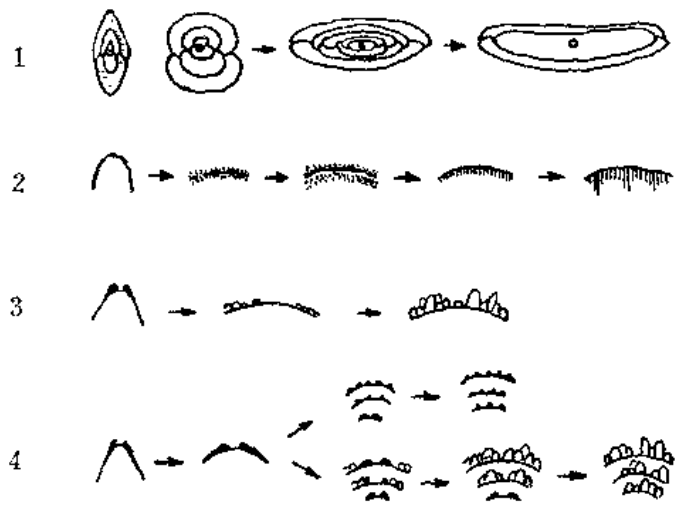


图 7—27 籤的演化趋向

1—壳形变化；2—旋壁的复杂化；3—隔壁褶皱增强；4—旋脊及拟旋脊的变化

1．壳体变大：最低级籤类微小，其最大壳径不到1毫米。而几乎所有高度发展的籤都比较大，有的甚至比最低级代表的体积大几十倍以上。

2．壳形变化：壳形从圆盘形变为球形、长纺缍形、圆柱形。原始鞋类多为短轴型呈圆盘形，逐渐变化为等轴或长轴型，呈圆形、纺缍形、圆柱形。

3．旋壁构造复杂化：旋壁构造的变化是鞋类演变中最急剧最显著的现象。原始的始史塔夫鞋只有一个单层；以后渐变为三层式，如小泽鞋科的一些代表；进而发展成四层式和具蜂巢层的麦鞋型旋壁；最复杂的是产生了副隔壁。如新希瓦格鞋科的很多代表。大多数鞋类旋壁演化的趋向是发展较厚的原生壳壁。

4．隔壁褶皱增强：原始鞋类隔壁平直，之后趋于两端褶皱。进化的鞋类隔壁褶皱变得非常强烈，但是也有不少进化代表的隔壁是平直的。说明它们不是同一个演化系列。

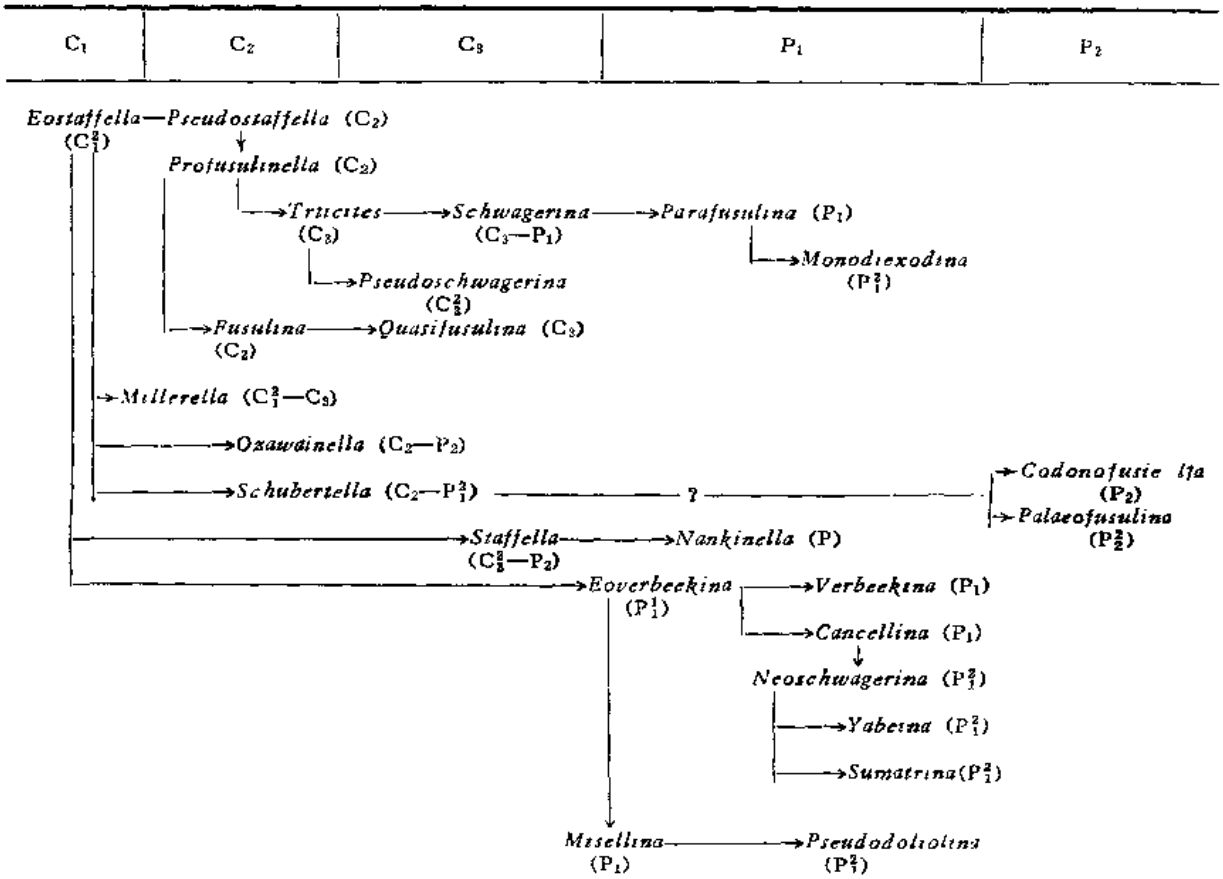
5．旋脊的变化：一部分鞋旋脊是由粗大变到细小以至消失。而另一些鞋旋脊则演变成拟旋脊。

鞋壳在上述几个方面的变化趋向，反映了鞋类的一般演化关系。鞋的演化不是简单的直线演化，而是几个不同系列平行演变。有的演化关系至今还不太清楚。总的来看，似乎存在两个比较主要的演化方向：

① 隔壁由平直到褶皱，褶皱程度逐渐加强；旋脊由发育到不发育以至消失。

② 隔壁保持平直不变，旋脊演化为拟旋脊，后期出现了副隔壁。

鞋 类 演 化 趋 势 表　　表 7—3



从表 3 可以看出，在早石炭世出现的一些原始类型，如 *Eostaffella*, *Millerella* 等壳体微小，多呈短轴型，旋壁透明层不发育。中石炭世的鞋，早期以短轴型居多，以后则多为短纺缍形、近方形以至纺缍形、圆柱形等。同时个体逐渐增大、旋壁构造趋于复杂，有的

具良好的透明层，隔壁平或轻微褶皱。如 *Profusulinella*, *Fusulinella* 等，此时已有隔壁褶皱比较强烈的*Fusulina*出现。晚石炭世的蜒发生了明显的变化，就是蜂巢层开始出现，个体进一步增大，隔壁褶皱渐趋强烈，旋脊衰退。如 *Triticites*, *Schwagerina* 等。到早二叠世早期，一部分蜒沿着隔壁褶皱继续加强，旋脊消失、个体增大的方向变化，演变出一些特大个体的类型，如 *Parafusulina*, *Monodiexodina* 等。另部分蜒的隔壁保持平直，而以拟旋脊开始出现为特征。表现了与石炭纪截然不同的崭新面貌，如 *Misellina*。到早二叠世晚期，蜒的发育达到高峰，大多数的蜒个体大，拟旋脊发育，如 *Verbeekina*；有些类型更出现了复杂的副隔壁，如 *Neoschwagerina*, *Yabeina* 等。晚二叠世的蜒比较特殊，它们个体小，旋壁薄，隔壁褶皱强烈而规则，如 *Palaeofusulina*；有的终壳圈向外伸展，形成一种特殊类型，如*Codonofusiella*（喇叭蜒），*Reichelina*（拉且尔蜒）等。

（五）蜒的地史分布及生物地层分带

蜒类化石在海相石灰岩中发现最多，保存最好；在燧石层中也可找到大量的化石；有时在钙质页岩里也可以出现，但保存不好。

蜒类最早出现于早石炭世晚期，早二叠世达于极盛，不仅数量丰富，且种类繁多，构造也趋复杂。晚二叠世开始衰退。至二叠纪末期全部绝灭。蜒类分布时代短，演化迅速，地理分布十分广泛，更因其形体小、数量多，是很好的标准化石。在解决石炭、二叠纪地层问题上已成为十分重要的化石门类。

蜒类化石的分带，由于各地蜒动物群有所不同，化石的分带也不完全一致。根据我国目前研究情况，可将蜒化石划分为九个带。早石炭世的蜒化石带近年来虽有不少资料，尚未见有正式报导，其余蜒化石带自上而下为：

9. *Palaeofusulina* 带　P_2^3 长兴灰岩
8. *Codonofusiella* 带　P_2^1 吴家坪灰岩
7. *Yabeina* 带　P_1^3 茅口灰岩
6. *Neoschwagerina* 带　P_1^{2-3} 茅口灰岩
5. *Parafusulina* 带　P_1^1 栖霞灰岩
   Cancellina 亚带
   Misellina 亚带
4. *Pseudoschwagerina* 带　C_3 船山灰岩或马平灰岩顶部
3. *Triticites* 带　C_3 船山灰岩或马平灰岩下部
2. *Fusulinella-Fusulina* 带　C_2 黄龙灰岩或本溪统中上部
1. *Profusulinella* 带　C_2 黄龙灰岩或本溪统下部

四、有孔虫的地史分布

从寒武纪开始，就有有孔虫化石的出现。作为一类生物，有孔虫经历了从寒武纪到现代漫长岁月，不断演变发展，其总趋势是日益繁盛，但各地质时期又表现一定的特征，整个发展过程中形成几个高潮。如古生代的二叠纪，中生代的白垩纪和新生代的始新世和中新世，到现代又是有孔虫的一个极盛时期。

寒武、奥陶纪的有孔虫个体微小，壳质脆弱，构造简单，全是一些单房室壳；最早的

胶结壳有孔虫据报导产于下寒武统。它们都是属于网足虫亚目及串珠虫亚目的一些原始类型。钙质壳有孔虫最早的可靠代表出现在奥陶纪属于内卷虫亚目。志留纪有孔虫有了进一步发展，以胶结壳有孔虫较多，但仍未占重要地位。

泥盆纪时胶结壳有孔虫出现了不少新的种类，钙质粒状壳有孔虫以内卷虫亚目两个超科的代表为主。石炭二叠纪为有孔虫在地史上的第一个繁盛时期。石炭纪的有孔虫动物群主要特点是：鲢类的出现，并得到极其迅速的发展，具有十分重要的地层意义；胶结壳及钙质壳有孔虫大幅度发展，特别是瓷质壳在早石炭世出现。早二叠世鲢类曾发展到极盛，但到二叠纪末全部绝灭。同样内卷虫亚目除个别科的代表延到三叠纪外。其余全部于二叠纪末绝灭。此外在中生代占绝对优势的轮虫亚目的先驱为 *Nodosaria* 等，于二叠纪早期已经出现。

三叠纪的有孔虫多发现于晚三叠世沉积中，早期及中期较少。我国及德国、英国曾报导以砂盘虫科曲杖虫科为主的动物群。自中生代开始以轮虫类有孔虫为最多，钙质多孔放射纤维状壳的有孔虫在三叠纪的有孔虫中占主要地位。侏罗纪有孔虫进化史上一件大事是浮游有孔虫的出现。白垩纪是有孔虫在地史中的第二个繁盛时期，尤其晚白垩世的有孔虫动物群。新生代所有有孔虫类别，大约有 1/4 强从白垩纪开始出现，其中大多始于晚白垩世。同时还有许多仅存于白垩纪的标准类群，尤其是浮游有孔虫，成为划分对比白垩纪海相地层的重要依据。白垩纪有孔虫在数量上也是十分丰富的，成为重要的造岩生物。

新生代的有孔虫又有了进一步发展，仍以轮虫类占绝对优势，其中底栖类型变化不大，仍然保留晚白垩世末期的特色。而浮游类型发生了很大变化，许多老的科属绝灭，新的类型兴起，为划分晚白垩世及第三纪海相地层的重要依据。大有孔虫则以货币虫类为主，还有蜂巢虫科等延续到始新世。始新世是第三纪有孔虫的极盛时期。浮游有孔虫中出现了仅限于始新世的标准类型。底栖大有孔虫在许多地区成为造岩生物，如货币虫灰岩、蜂巢虫灰岩。底栖小有孔虫也出现了很多新类型，其中较重要的如串珠虫类的变房虫科、粟米虫类、小泡虫超科、圆盘虫超科、轮虫超科、诺宁虫超科以及盔形虫超科的不少属。渐新世的有孔虫比始新世稍显逊色。原有的许多重要的浮游类型开始绝迹。晚第三纪的有孔虫基本上具备了现代有孔虫动物群的面貌。中新世为有孔虫的又一个繁盛期。这时某些大有孔虫居于突出地位，货币虫科的某些属仍很重要；蜂巢虫科一些属极为繁盛。底栖小有孔虫在中新世也出现了一些新的类型。

由于有孔虫中某些属种的分布时代短、演变迅速，成为有关时代的重要标准化石。尤其是它们形体小、数量多、在钻井岩心中比较易于获得完整而大量的化石。所以有孔虫在含油地区井下海相地层划分对比方面发挥了巨大的作用。

五、有孔虫的生态及其岩相古地理意义

现代有孔虫绝大多数生长在海洋中，少数生活在半咸水环境，极少数可在淡水中生存。有孔虫按其生活方式可分为底栖和浮游两种类型。前者的生存，在很大程度上受深度、温度、光量、混浊度、水的运动、海底性质、海水盐度及生物因素等的影响；浮游有孔虫同样受化学因素和生物因素所影响，但更重要的是物理因素如温度、潮流等的控制。现将几种主要控制因素分述如下。

1．有孔虫对海水温度的适应及其意义。

温度对有孔虫的影响是比较明显的，有的种类能忍耐较大的温差变化，有的种类则显著的受温度的控制，甚至季节性的变化也影响到它们的繁殖。现代浮游有孔虫受纬度控制十分明显，可分成不同的纬度带，即热带、亚热带、迁移带、亚北极带及亚南极带、北极带及南极带等。不同的纬度带具有不同的生物组合。在对地史时期温度变异的研究中，可以用浮游有孔虫的分布特点进行对比和校正。

在有孔虫生长过程中，温度的变化对其生长繁殖有直接的影响。如对 *Ammonia beccarii*（毕克卷转虫）的实验室培养，观察到它对温度的适应情况（如图7—28），它的最佳生长温度为25℃—30℃左右，在此温度范围内繁殖率最高。如果在地层中毕克卷转虫大量出现，说明它生活环境的气温是比较温暖的。

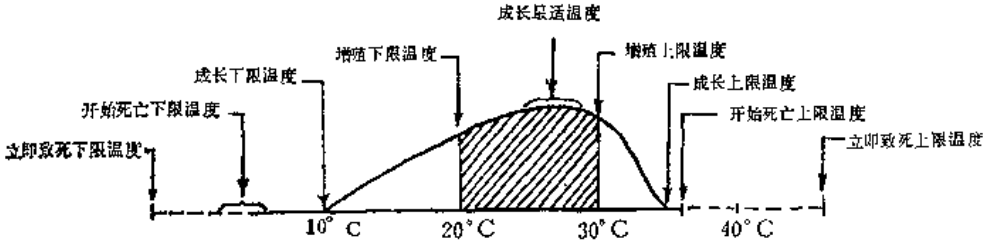


图 7—28 *Ammonia beccarii*的生存温度条件

2．有孔虫对海水咸度的适应及其意义。

海水咸度对有孔虫的影响也十分明显，有的可适应较大的咸度变化，如上述的毕克卷转虫就是一个典型例子，在室温条件下，它适应咸度范围是7—67‰，但在13—40‰才能正常生长繁殖；此外*Nonion*, *Discorbis*等属能够适应淡化环境。有的种则只能适应小幅度的咸度变化。

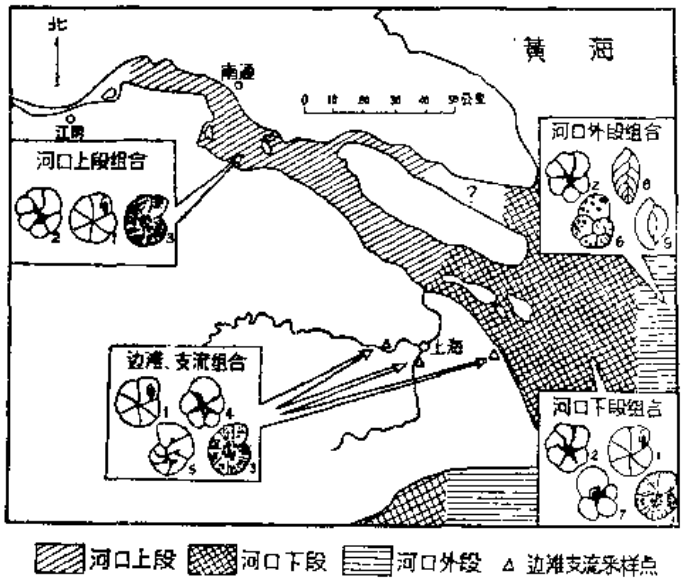


图 7—29 长江口现代沉积中有孔虫分布示意图

1—*Epistominella naraensis* (Kuwano)（奈良小上口虫）；2—*Ammonia beccarii* (Linné)（毕克卷转虫）；3—*Protelphidium* sp.（先希望虫）；4—*Rosalina* sp.（玫瑰虫）；5—*Pseudoeponides* sp.（假上穹虫）；6—胶结壳有孔虫；7—抱球虫类；8—*Bolivina* sp.（箭头虫）；9—粟米虫类

咸度的变化在近岸海域以及河口泻湖等海陆过渡环境中显得特别突出，对有孔虫的影响也比较明显，如我国长江口现代沉积中，不同地段有不同的有孔虫组合，可分为河口上段、下段、外段及边滩支流等四个组合。每个组合虽然彼此存在共同分子，但总的面貌是各不相同的（如图7—29）。应用现生有孔虫这方面的材料，分析对照有孔虫化石及其组合特点，可以推断古咸度情况。

3．有孔虫对海水深度的适应及其意义

深度是诸因素中最重要的因素。其他因素都常随深度变化而不同。底栖有孔虫可以按照水深分带。沃尔顿（Walton, 1964）汇编了墨西哥湾东北部不同深度的底栖有孔虫组合带。如下表：

深　　度	有　孔　虫　组　合/带	有孔虫种数	优 势 度
潮间带	*Miliammina*（硅粟虫）组合	7	59%
<3.6m	*Ammobaculites*（沙杆虫）组合	13	54%
	Elphidium（希望虫）组合	14	
3.6—18.3m	*Ammonia*（卷转虫）带	35	38%
	Bulimimella（微泡虫）带	37	
18.3—55m	*Nonionella*（小诺宁虫）带	49	28%
	Rosalina—Hanzawia（玫瑰虫-半泽虫）带	53	23%
55—183m	*Cassidulina*（盔形虫）带	69	17%
183—549m	*Bolivina*（箭头虫）带	63	16%
>549m	*Bulimina*（小泡虫）带	53	14%

我国黄海西北部现代沉积中，可将*Ammonia*分出三个测水深的种：*Ammonia beccarii*（毕克卷转虫）占优势是小于20米；*Ammonia compressinscula*（压扁卷转虫）占优势是20—50米；*Ammonia ketienziensis*（结缘寺卷转虫）占优势是50—70米。同样可以与此对照推断古水深。

其他影响因素这里不一一介绍。再造古地理、古气候面貌是一项非常复杂而细致的工作。必须对化石本身进行详细研究和对比，同时也要对其他有关材料进行综合分析，有时还应考虑到生物本身在不同时期的生态变异，方能得出正确的结论。

第八章　海绵动物门(Porifera)

一、一般特征

海绵动物在寒武纪以前已经出现并一直延续到现代，是多细胞动物中最原始、最简单的一类，其细胞虽已分化，但无组织与器官。海绵有单体的和群体的，其外形变化很大，一般作高脚杯形、瓶形、球形或圆柱形等（图 8—1）。海绵体壁多孔，有水道贯穿其中，体内有一个中空的中央腔，其上端开口，为出水孔（图 8—2），体壁外表上为入水孔，大

图 8—1　海绵的群体

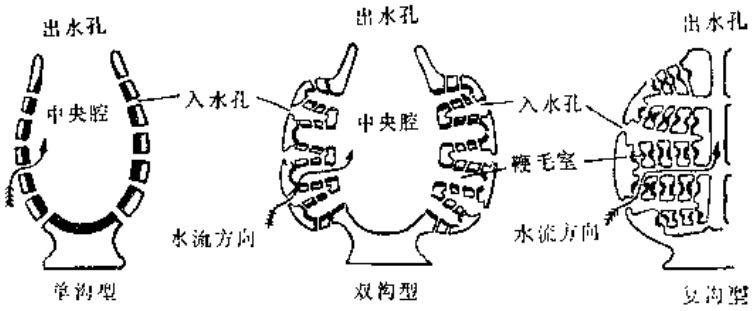


图 8—2　海绵纵剖面模式图，示水道系统

多数海绵具有机质、硅质或钙质骨骼。

海绵动物的体壁，由两层细胞构成（图 8—3）：一是表皮细胞层，被复在身体表面，或中央腔内，由扁平细胞连接而成，具保护作用；另一是襟细胞层，由具鞭毛的襟细胞组成，位于体壁内面，围成中央腔或鞭毛室，具摄食、消化和激动水流的作用。两层之间填以胶状物质，称中胶层，其中有变形细胞，不同的变形细胞有不同的功能，有的分泌骨骼，有的司生殖作用。

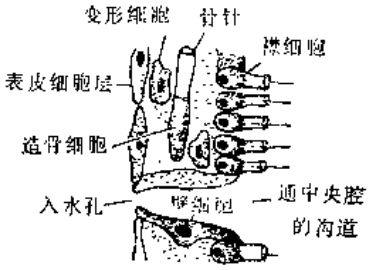


图 8—3　海绵体壁纵剖面图

海绵动物营水生底栖固着生活，体壁内穿以各种类型的水道系统，根据其复杂程度分为单沟型、双沟型和复沟型（图 8—2）。入水孔能伸缩，以调节水流进入鞭毛室，由于襟细胞的鞭毛摆动，水流缓缓滤过体壁，进入中央腔，然后由出水孔排出体外。海绵即从流经体内的水流中获取食料和氧气，同时将废物排出体外。海绵的消化作用和原生动物一样，在细胞内进行，没有形成专司消化的组织。

海绵具无性和有性两种生殖方式，无性生殖时，在母体中产生芽体，芽体通常不脱离母体，所以形成群体。有性生殖时，生殖细胞位于中胶层中，受精卵发育成幼虫，经出水孔排出体外，在水中漂浮一段时间后，沉落水底定居下来，发育成新个体。

海绵动物一方面表现了它的原始性，细胞分化程度不大，无组织与器官。在胚胎发育中就缺少胚层发育的基础；另一方面，复杂的水道系统和鞭毛室的存在又表现了它的特殊

性，使它明显不同于其后的腔肠动物，且相差甚远。就现在所知，海绵并没有演化为其它动物，可以说它代表多细胞动物演化上的一个侧支。海绵体内还有带鞭毛的襟细胞，这是其它多细胞动物都没有的。因而有些学者设想，这一侧支大概在寒武纪前由原生动物中的鞭毛虫类发展而来。由于海绵动物仅是多细胞动物演化过程中的一个孤立的侧支，所以又名侧生动物（Parazoa），以别于其它多细胞动物，即所谓真后生动物（Eumetazoa）。

二、骨骼形态

多数海绵具有骨骼，且能形成化石，其骨骼由中胶层内造骨细胞分泌而成，主要有两类：一为骨针，即针状、刺状小骨骼；另一种叫骨丝，即丝状骨骼。

骨针为钙质或硅质，通常位于海绵体内，用以支撑身体，但也有突出体外者。骨针或分散，或相接，或互相穿插成骨架，成骨架者保存成化石后，可以保持海绵体原有的外形。骨针按其大小区分为大骨针和小骨针两类，通常所见化石多属大骨针（图 8—4），其长度大于 100微米；而小骨针（图 8—5）多是散在中胶层内，不易形成完整化石，其长度介于 10—100 微米之间。

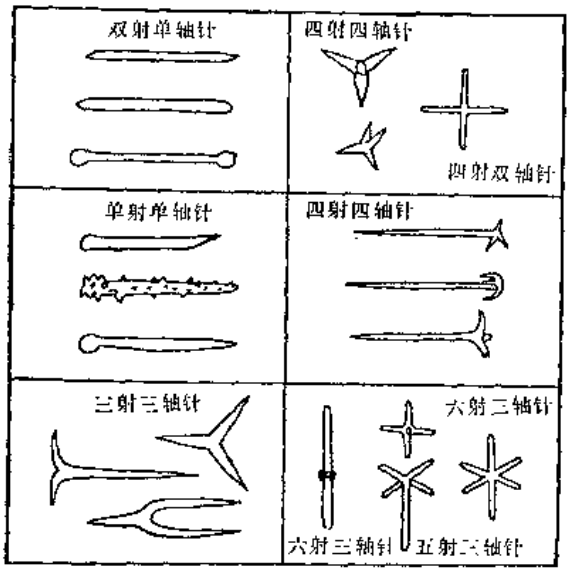


图 8—4　大骨针形态

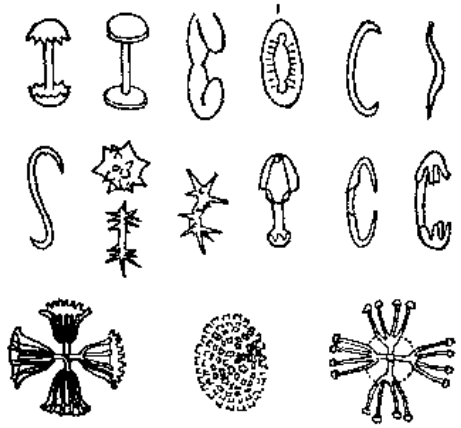


图 8—5　小骨针形态

描述骨针形态时，常用轴、射两词来记述。“轴”系骨针数，大骨针依其轴的多少分为单轴针、双轴针、三轴针和四轴针四种。“射”系骨针自中心向外放射的方向，即尖端的方向，一般说单轴针可以分为单射和双射；双轴针为四射；三轴针可以分为三射、四射、五射和六射；四轴针一般为四射和八射。骨针表面多光滑，但某些硅质骨针表面生有节瘤、小刺等，或末端分叉，或形状不规则。

骨丝是一种有机质的丝状骨骼，不易保存为化石，可单独存在，或与骨针一起组成海绵的骨骼。

三、分类及化石代表

按亨特谢耳（Hentschel, 1923—1925）分类，海绵动物门之下只有一个海绵动物纲，再根据骨骼性质和成分分为六个目，即钙质海绵目、三轴海绵目、异射海绵目、四轴海绵目、角针海绵目和树角海绵目。

（一）钙质海绵目（Calacea）

各种类型水道系统，钙质骨骼，骨针为三射、四射和棒状，通常是不相连接的。泥盆纪至现代

Peronidella Zittel, 1879（小针海绵） 原柱形单体和群体，具深的中央腔，外表具细小入水口，骨丝粗、强烈分叉，骨针为三射或棒状，水道系统不明（图 8—6）。泥盆纪至白垩纪。西欧、苏联。

（二）三轴海绵目（Triaxonida）

海绵体外表和上部具各种形态，水道系统宽大而不规则，硅质骨骼，具相互垂直的三轴骨针，骨针分大骨针和小骨针，大骨针彼此不连接、或连接成网状。前寒武纪？寒武纪至现代。

Protospongia Salter, 1864（原始海绵） 多呈球形，小型三轴骨针位于大型三轴骨针之间的网眼中，化石中多见零散的大型三轴骨针（图 8—7）。前寒武纪？早寒武世至志留纪，世界各地，我国南方寒武纪黑色页岩、灰岩中常能找到。

Hydnoceras Conrad, 1842（块角海绵） 外形似倒置的八面锥体，下端尖细，外表具纵脊，纵脊上有环形排列的凸节。骨针六射，彼此规则相连，形成网架。化石常以内核形态保存，内核表面显示骨架内模（图8—8）。泥盆纪，北美。

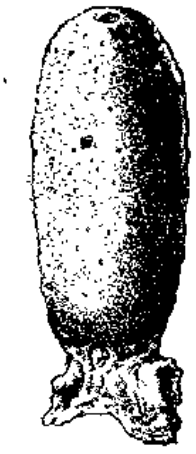


图 8—6 *Peronidella*

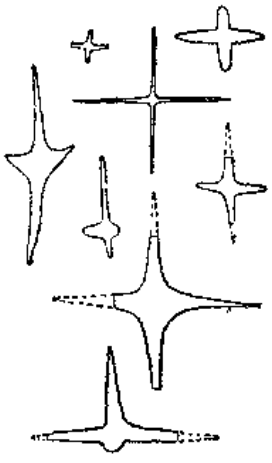


图 8—7 *Protospongia erixo* Walcott
骨针，×10

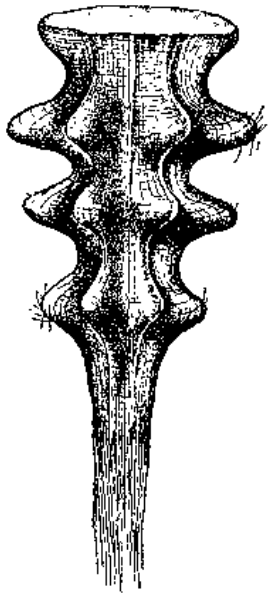


图 8—8 *Hydnoceras tuberosum* Conrad
内核，×3

（三）异射海绵目（Heteractinellida）

碟状、杯状和管状，以彼此不相连接的硅质多射大型骨针为特点，小骨针尚不知道。寒武纪至石炭纪。

Chancelloria Walcott, 1920（张腔海绵）长形、管状或宽阔的个体。骨针巨大，由4—9个在一个平面上的射针和一个中心盘，或垂直于中心盘的射针组成（图8—9）。寒武纪，世界各地。

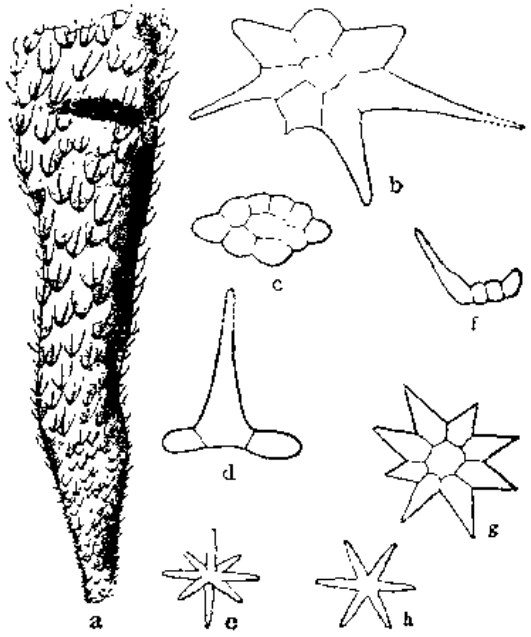


图 8—9 a. *Chancelloria eros* Walcott. ×1.6。
b—h. *Chancelloria* sp ×8

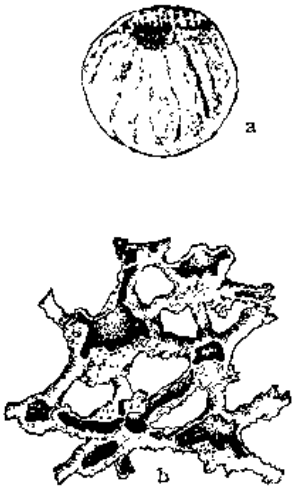


图 8—10 *Astylospongia praemorsa* (Goldfuss) a.外形，×1；b.骨架，×80

（四）四轴海绵目（Tetraxonida）

外形多样，硅质骨骼，主要为四射骨针，但可有单轴骨针存在，骨针呈放射状或不规则分布，此外还有骨丝存在。前寒武纪？寒武纪至现代。

Astylospongia Roemer, 1860（钵海绵）海绵体球形，其顶端凹陷，外表具纵沟和脊，由五射或六射骨针联结成骨架（图8—10）。奥陶纪至志留纪。北美和西欧。

（五）角针海绵目（Cornacuspongia）

形态多样，常为块状、树枝状和分枝状，具明显对称性。骨骼常为具小刺单轴骨针，以及小骨针和骨丝，骨骼可构成网状、羽状、散乱状或树网状。寒武纪至现代。

Pemmatites Dunikovski, 1884（饼海绵）球形，仅由骨丝组成网状骨骼，水道放射状，从骨丝间通到海绵体外表面，其水道口为圆形或多角形（图8—11）。石炭纪至二叠纪，苏联、意大利和帝汶。

（六）树角海绵目（Dendroceratida）

树枝状或丛状块体，无骨针，只有骨丝，不易保存化石。石炭纪？白垩纪至现代。

（七）分类位置未定的几个属：

Amblysiphonella Steinmann, 1882（钝管海绵）单体或群体，圆柱形，由叠置的球形节组成，节间有隔板。体内有轴管贯穿各球形节中央。体壁厚，其上有无数入水孔（图8—12）。由于体壁多孔，有类似海绵的水道系统，又为钙质骨骼，所以有人将其归入钙质海绵类。而鲁拉夫列娃等（журавлева, 1962）认为此属不属于海绵动物纲，而属于分类位置未定的管房动物纲（Sphinctozoa）。晚石炭世至三叠纪，世界各地。我国（西藏、浙江、广西）仅出现于二叠纪。

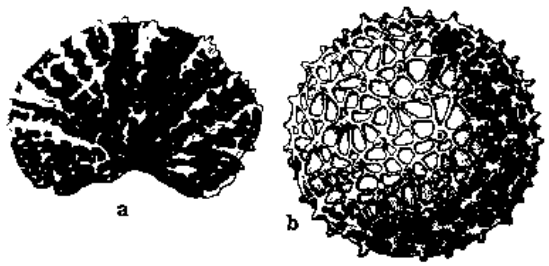


图 8—11 *Pemmatites macroporus* Dunikovski
a—纵断面，b—上视，×0.6

图 8—12 *Amblysiphonella barroisi* Steinmann
纵断面，×1。

Receptaculites Defrance, 1827（托盘海绵）碗形，直径有时可达50厘米。骨骼钙质，具垂直体壁的单轴针（可能不是骨针），末端扩大成菱形小板，小板在体壁外表呈规则排列，其底面为位于同一平面的四射小棒所支撑（图8—13、14）。奥陶纪至泥盆纪，世界各地。我国发现于四川的志留系。

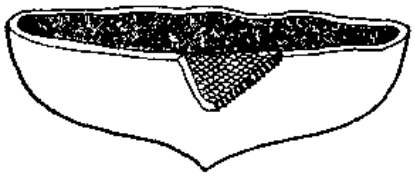


图 8—13 *Receptaculites owenі* 的外形
×0.3

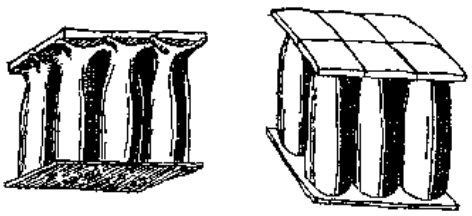


图 8—14 *Receptaculites* 部分骨骼示意图
左—斜下视，右—斜上视

以这类化石为代表的属约10个，我们一般称为托盘海绵类（Receptaculitids），比较接近海绵动物。有的人认为不是海绵动物，可能是原生动物一个特异的侧支。而鲁拉夫列娃等（1962）把它们归入鳞甲纲（Squamiferida）。也有人认为 *Receptaculites* 不是海绵，而是属于一种钙藻类。

四、生态及地史分布

现代海绵动物绝大多数生活在海洋里，淡水中生活的只有角针海绵目的少数代表。它们在水底固着生活，靠吸收、消化水中微小生物而生存，并与许多小型动物和植物共生，有的微小动物甚至可寄生在海绵动物体内，同时它又是许多腹足动物等的食料。

海绵动物虽然是底栖动物，但是它的适应能力很强，可从潮汐带到水下4000米以下的深水中，以及热带到寒冷地带水域中生存，当然，不同类别所适应的环境有很大差异。钙质海绵目主要在潮汐带附近生活；三轴海绵目的适应范围很广，但以热带，500—1000米深的海底最丰富；同样四轴海绵目也是世界性分布的，但朵纳特科（Donatiidae）在热带海，多乳科（Polymastiidae）在寒冷海洋中最多。结带亚目（Desmophora）多居住在水深150—300米的地带；角针海绵目的代表在热带海洋中个体较大，可不具骨针，仅为有机质骨骼的海绵；而树角海绵目仅在浅水地带中生活。

有的海绵动物如穿贝科（Clionidae）的一些代表能够钻灰质贝壳，它们可以损害，甚至杀死软体动物。海绵动物钻孔活动的痕迹在泥盆纪就已开始。

海绵动物的化石可保存在不同的岩石中，如石灰岩、砂岩、页状白垩层、深水粘土岩，说明在地史时期它们在存的领域也是广泛的。一般认为在古生代和中生代它们主要生活在浅海，因常与典型的浅海生物如珊瑚、腕足类共生。新生代的则与现代类似。总的趋势是适应范围在逐步加大。

一般说海绵动物的造岩能力较弱，但有的认为某些硅质层与海绵动物有关，有时在寒武纪地层中有由*Protospongia*的骨针构成数公分厚的海绵骨针灰岩。

已记述的地史时期的海绵动物的“属”，在1000个以上。最早发现的有非洲刚果前寒武纪地层中保存不好的钙质海绵化石，苏联卡累利阿和叶尼塞山的中元古代地层中都找到硅质单轴海绵骨针化石，我国南方震旦系陡山沱组中有*Protospongia*存在，但数量很稀少。寒武纪开始动物界发生一个大的飞跃，多门类带壳生物遍布世界海洋，海绵动物六个目中就有四个目存在，即三轴海绵目、异射海绵目、四轴海绵目和角针海绵目，至泥盆纪后才有钙质海绵目出现，而异射海绵目随着古生代的结束而绝灭。海绵动物最后一个目，即树角海绵目，只在白垩纪才有可靠的代表。

我国海绵动物化石发现不多，且集中在古生代，如寒武纪的*Protospongia*，志留纪的*Receptaculites*和二叠纪的*Amblysiphonella*，*Waagenella*（小瓦岗海绵），*Coelocladiella*（小腔枝海绵）等。

第九章　古杯动物门(Archaeocyatha)

一、一般特征及基本构造

古杯动物是早已绝灭的海生底栖动物，始于寒武纪早期，绝灭于志留纪。多为杯状单体，少数为圆柱状复体。骨骼由带孔的外壁和内壁组成，两壁间还可以有隔板、曲板、横板、骨棒、泡沫板等（图9—1和2）。

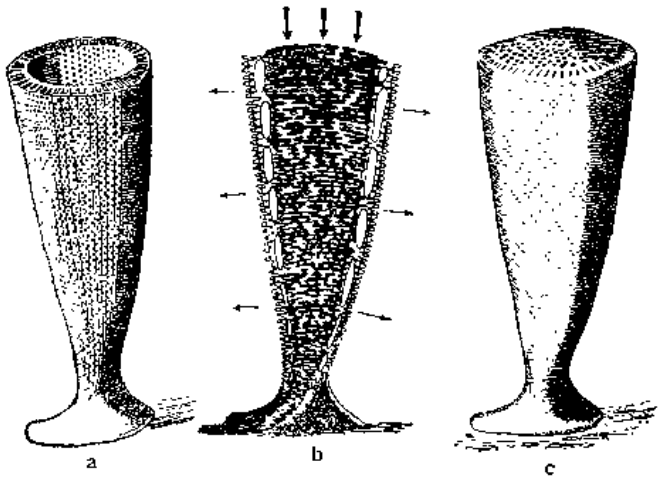


图 9—1　*Ajacicyathus demboi* (Vologdin) 构造复原图
a—骨骼构造；b—纵切面图；c—带软体的动物体外貌

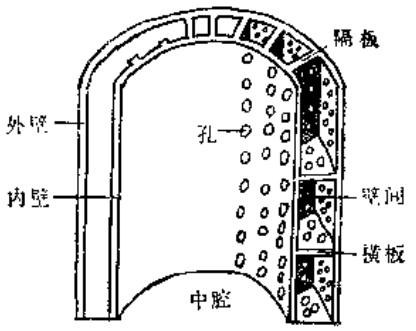


图 9—2　古杯动物骨骼构造模式图

内壁和外壁之间的距离保持不变，彼此不相接触，呈套锥式，两壁间的空间称壁间。隔板为壁间内放射状排列的薄板，并与内、外壁垂直，其上具简单小孔，孔径比外壁孔大，比内壁孔小，它把壁间分割成许多长条状空间，称壁间室。曲板是一种多孔的厚度不一而强烈弯曲与分叉的板，有纵向分布的趋势，曲板孔较粗大。横板是一种横向平行排列在壁间的板状构造，横板孔与隔板孔一致，横板在壁间多向上凸。泡沫板为无孔上凸的泡沫状薄板。骨棒呈棒状，断面一般呈圆形，在隔板之间或曲板之间起连接作用。内壁所包围的空间称为中腔，其底部可填有泡沫板。在杯体的始端或底部有一种钙质的带状、管状或根状物质，称固着根（图9—1）。

到目前为止，对古杯动物的软体组织的了解还是有限的。沃罗格金（А. Г. Вологдин）根据一块具有柔软组织痕迹的阿雅斯古杯（*Ajacicyathus*）（图9—1）的研究认为：多层状的柔软组织充满了中央腔和壁间室，最初的柔软组织被细小的管道系统所贯穿，这种管道系统强烈地分枝，阶段性地被致密的横层分隔成层，横层具有向上及通向外界及壁间室的小分枝，形成细小而通过内壁孔的毛细管似的管道。也有许多类似的管道穿过外壁上的孔洞，并且穿过构成古杯类真正外膜的外层柔软组织，这样也就阐明了壁孔、隔壁和横板的功用（图9—1b）。

二、分类及化石代表

扶罗格金（1962）将古杯动物门分为4个纲，即（1）。单壁古杯纲；（2）隔板古杯纲；（3）曲板古杯纲；（4）管壁古杯纲。共包括112个属。我国发现的化石多属隔板古杯纲和曲板古杯纲。

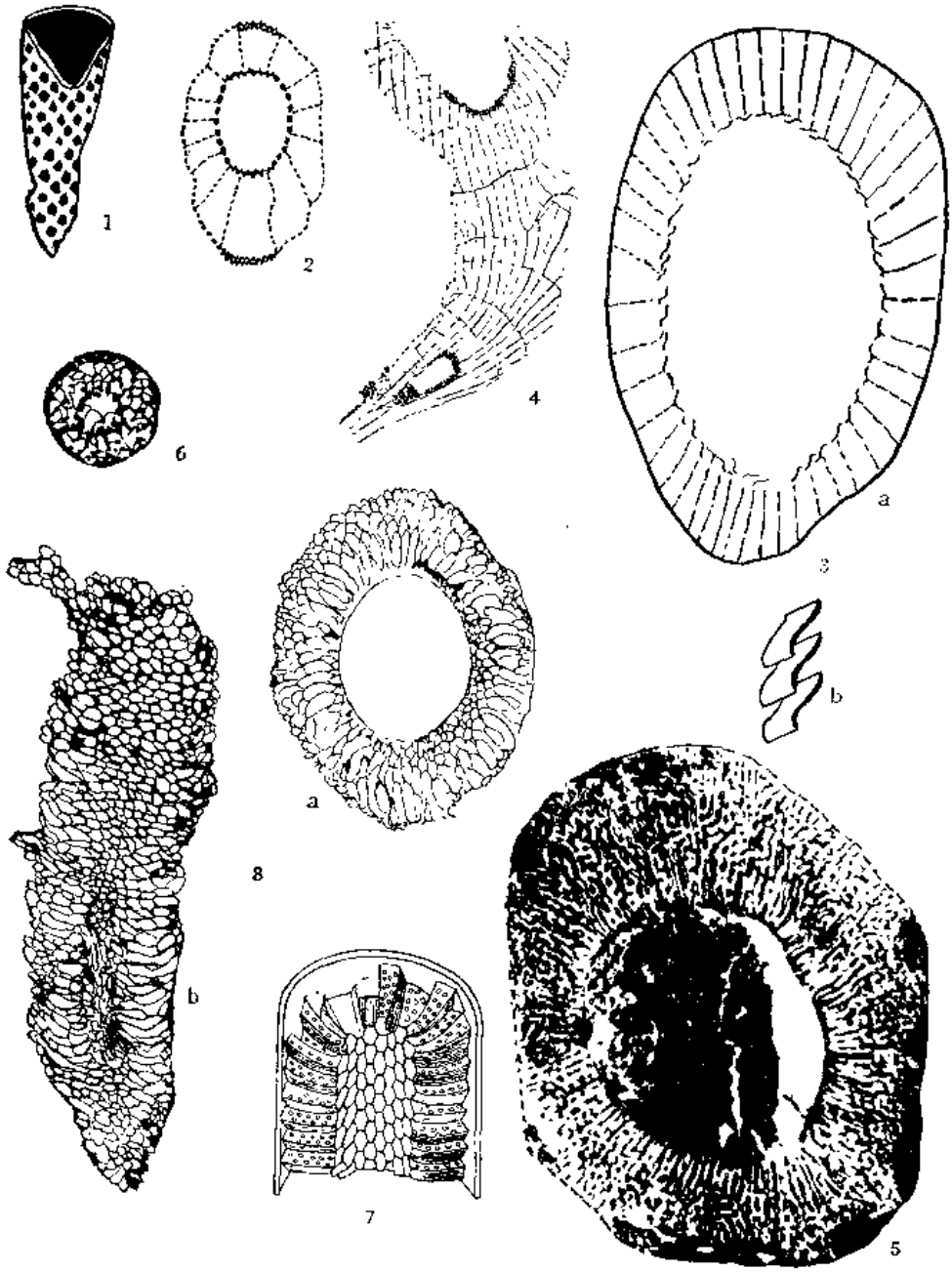


图 9—3　古杯动物各个代表属及模式图

1—*Monocyathus*复原图；2—*Ajacicyathus anabarensis* (Vologdin)，横切面，×5。3—*Taylorcyathus subtersiensis* (Vologdin) a. 横切面，×6；b.内壁一小段放大示意图。4—*Coscinoyathus arquatus*(Vologdin)，纵切面，×10。5—*Archaeocyathus hupehensis* Chi, 横切面，×2。6—*Retecyathus loqueus* Vologdin, 横切面，×3。7—古杯动物的棱管状构造模式图；8—*Aphrosalpinx textilis* Miagkova, a. 横切面，b. 纵切面，均×8

（一）单壁古杯纲（Monocyathea）

杯体一般由一个多孔的单壁构成，其形状为圆锥状或管状，具有不同类型的壁孔。早至中寒武世。

Monocyathus Bedford, 1934（单古杯）锥形杯体，仅具外壁，壁上穿以大孔（图 9—3,1）。早寒武世。

（二）隔板古杯纲（Septoidea）

杯体由内、外两个多孔的壁构成，壁间常常排列着多孔的隔板，有的也具横板，孔的类型很多。寒武纪。

Ajacicyathus R. et J. Berdford, 1939（阿雅斯古杯）杯体锥形或圆锥形，具外壁和内壁，均穿孔，但内壁孔较大，壁间只有带孔的隔壁（图 9—1，图 9—3,2）。本属复体形态呈链状。产于世界各地，寒武纪。

Taylorcyathus Vologdin, 1955（太勒古杯）外壁具简单的孔，内壁厚，由断面呈反“S”形的薄板组成，内壁孔裂隙状，从里向外指向中腔斜上方，隔板放射状排列（图 9—3,3）。产于我国及苏联西伯利亚，寒武纪。

Coscinocyathus Bornemann, 1884（筛古杯）单体，很少复体，单体呈宽锥状—圆柱状；所有的骨骼都具简单的孔，有时在中腔上具小刺（图 9—3,4）。世界各地，寒武纪。

（三）曲板古杯纲（Taenioidea）

杯体由单壁或双壁构成。外形不规则，有单体，也有复体，在单壁内或壁间内部都充填着曲板，有时还可见到泡沫板。寒武纪。

Archaeocyathus Billings, 1861（原古杯）杯体具多孔的内、外壁，壁间发育着不同程度弯曲的曲板，中腔明显，泡沫板极少发育（图 9—3,5）。世界各地，早至中寒武世。

Retecyathus Vologdin, 1932（网格古杯）杯体一般呈圆柱状，内、外壁具孔。壁间均匀地分布着弯扭的曲板。中腔明显。壁间和中腔内都可有泡沫板（图 9—3,6）。产于我国、蒙古、苏联西伯利亚，早寒武世。

（四）管壁古杯纲（Aphrosalpingidea）

杯体具内、外壁，壁间由棱管状房室构成（图 9—3,7），外形为圆柱形，有单体也有复体。寒武纪至志留纪。

Aphrosalpinx Miagkova, 1955（管壁古杯）壁间充满放射状排列的棱管，管内有泡沫板，固着根呈管状（图9—3,8）。苏联乌拉尔，志留纪。

由于古杯动物早已绝灭，现在没有一类生物可作直接比较，同时其骨骼形态繁多，至今尚未全部了解，至于软体组织，知道的就更少了，所以过去有人将古杯运物和海绵动物合称多孔动物类，甚至归入海绵动物门，这是由于只注意到两者的外形和动物体的多孔性。奥库里奇等（Okulitch & De Laubenfels, 1953）确定两者的区别远超过表面上的近似，二者的区别为：（1）海绵动物无任何隔板，无真正内壁和外壁，而骨针与古杯动物的骨棒和各种板状骨骼显然不同；（2）在个体发育上，古杯动物个体发育早期从无孔的壁发展到有孔的壁，壁间内从仅有细小的骨棒发展成其它骨骼构造；而海绵动物在个体发育的整个时期都发育骨针。又由于古杯动物具中腔和隔板，与珊瑚的萼部和隔壁相似，所以有人将它置入腔肠动物门。但古杯动物具下列几个特点：（1）各种骨骼都具孔；（2）软体可能只限于壁间；（3）隔板和珊瑚的隔壁在发育方式和分布特点上均不同；（4）具内

壁，内、外壁之间的距离保持不变，所以和珊瑚有很大的区别。

三、古杯动物生活方式及地史分布

古杯动物化石多保存在各种各样的石灰岩中，并经常和灰质藻、三叶虫、腕足动物、腹足动物，以及软舌螺、锥石共生，说明为正常浅海动物。鲁拉夫列娃等（журавлева, И. Т., 和Зеленов, К. К., 1955, 1957, 1960）根据共生的蓝绿藻指出；古杯动物最适合深度是20—30米，最深不超过50米的海底生活（图 9—4）。沃罗格金（1932）推测古杯动物是温暖海洋的底栖生活者，而古杯动物礁只能在南北回归线之间的温暖炎热的海洋中形成，并需要盐度正常。古杯动物能够忍受一定数量的陆源碎屑物质，沉积物中含19—34%的不溶残余时，古杯动物最为繁盛。

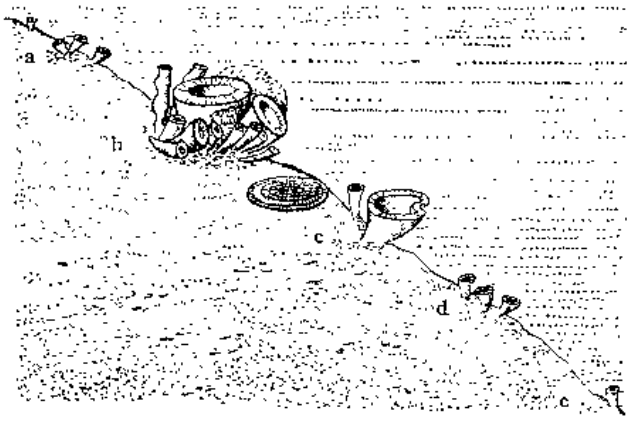


图 9—4　古杯动物生长类型和深度的关系

a—深度在12m以内只有少数小的杯体。b—在20—30m处构成小的古杯生物礁。c—在30—50m间有少数大的盘状或锥状杯体。d—在50—60m间有少数小杯体。e—深度在100m左右偶然出现的杯体

古杯动物营底栖固着生活，但其幼虫可能在海水中漂浮，随着身体和骨骼的增长而沉入海底，并以各种类型的固着根固着，有的呈盘状平卧海底，并可翻转。

从寒武纪一开始就出现了古杯动物的代表，并且 4 个纲同时存在，推测其始祖起源于寒武纪之前，目前已发现一些可疑的化石。早寒武世中后期为古杯动物最繁盛的时期，它遍布世界各地，由于古杯动物对环境的适应能力差，到中寒武世仅存在于少数地区，如我国华北、苏联、南极洲等，以后基本绝灭，仅在苏联乌拉尔的志留系中发现少数孑遗属种。

我国古杯动物绝大多数产于早寒武世中期上扬子海盆大陆架地区，沿川陕、川鄂湘、黔北、滇东北、以及滇东南等地，近于弧形分布。该地区的西部由于靠近古陆，碎屑物质过多，海水浑浊，不利于古杯动物生存；该地区的东南，湘、桂、粤一带，海水较深，水流滞缓，海底处于还原环境，极不利于古杯动物生存。同时期华北广大地区也无古杯动物生存，可能是由于碎屑物质过多，气候过于炎热，含盐度高的原故。

第十章　腔肠动物门(Coelenterata)

一、腔肠动物概述

腔肠动物包括现存的和已绝灭的水螅、水母、珊瑚等，腔肠动物和海绵动物都属于二胚层动物，但前者较海绵动物高级，即开始有神经细胞和原始肌肉细胞的分工并具消化器官（指消化腔）。腔肠动物也是低等的多细胞动物，因具消化食物的中央腔称为消化腔或称腔肠，即为本门动物名称由来。

（一）腔肠动物特征

1．具多细胞的后生动物，细胞有了明确的分工。2．多为海生，身体多呈辐射对称，这是适应漂浮或固着生活的结果，少数比较高等的腔肠动物则由辐射对称发展为两侧对称。3.体壁由外胚层、内胚层、中胚层组成。4.具肌肉和神经组织，有的还具捕食和御敌用的刺细胞。5.具消化腔和生殖系统，在消化腔中央有口，既是食物的进入口，又是废物的排泄孔。6.口的周围具一圈或多圈的触手，口的下端为食道，下通腔肠。7.外胚层细胞分泌钙质或角质的外骨骼；但有的腔肠动物无骨骼。8.所有腔肠动物体型可归纳为两种类型，固着生活的水螅型和自由游泳的水母型，这两种类型往往是一种腔肠动物生活史中的两个阶段。9.本门动物出现时代，自前寒武纪后期至现代。种类繁多，化石丰富。

现以六射珊瑚中的海葵（Anemone）为例，说明本门动物的形态构造特征（图10—1）。

海葵为单体，无硬体骨骼，体呈圆筒形(图10—1，A)。下部为基盘，用以固着；上部为口盘，口下面为口道，口道两侧具纤毛沟，由于纤毛的不断定向摆动，引起水流带来微小食物。口的周围生有许多中空的触手，并具捕食功能。

海葵的体壁包括外胚层，内胚层和中胶层（图10—1，C）。中胶层位于内、外胚层之间，由内外胚层细胞分泌的胶状物质组成，厚薄不一。在内、外胚层中，尤其在触手上具有刺细胞，这是腔肠动物所特有的。海葵的消化作用是先以触手捕取食物，再从刺细胞放出毒液杀死小动物，然后吞入体内，在消化腔中进行消化。消化腔是体壁内胚层细胞所围成的空腔，在其中有辐射排列的隔膜（图10—1C），是由中胶层和内胚层向内突起形成。

海葵的隔膜数为6的倍数。根据其长短、大小和特点，可分三种：一级隔膜（原生隔膜）是最初生成的，只有6对，均外连体壁，内接口道，其中有一对具纤毛沟，称指向隔膜(图10—1，B、C)。二级隔膜（次级隔膜）位于一级隔膜之间，较窄，也是6对。此外，还有三级隔膜，位于一级和二级隔膜之间，共有12对，较短小。隔膜在消化腔中具有支持作用和扩大吸收面的作用。

（二）水螅型和水母型

腔肠动物的两种基本形态是水螅型和水母型。水螅型适应固着生活，外形呈圆筒状，一端是固着的基盘，另一端具口，口的周围有触手(图10—2，A)。有的水螅型个体，在口

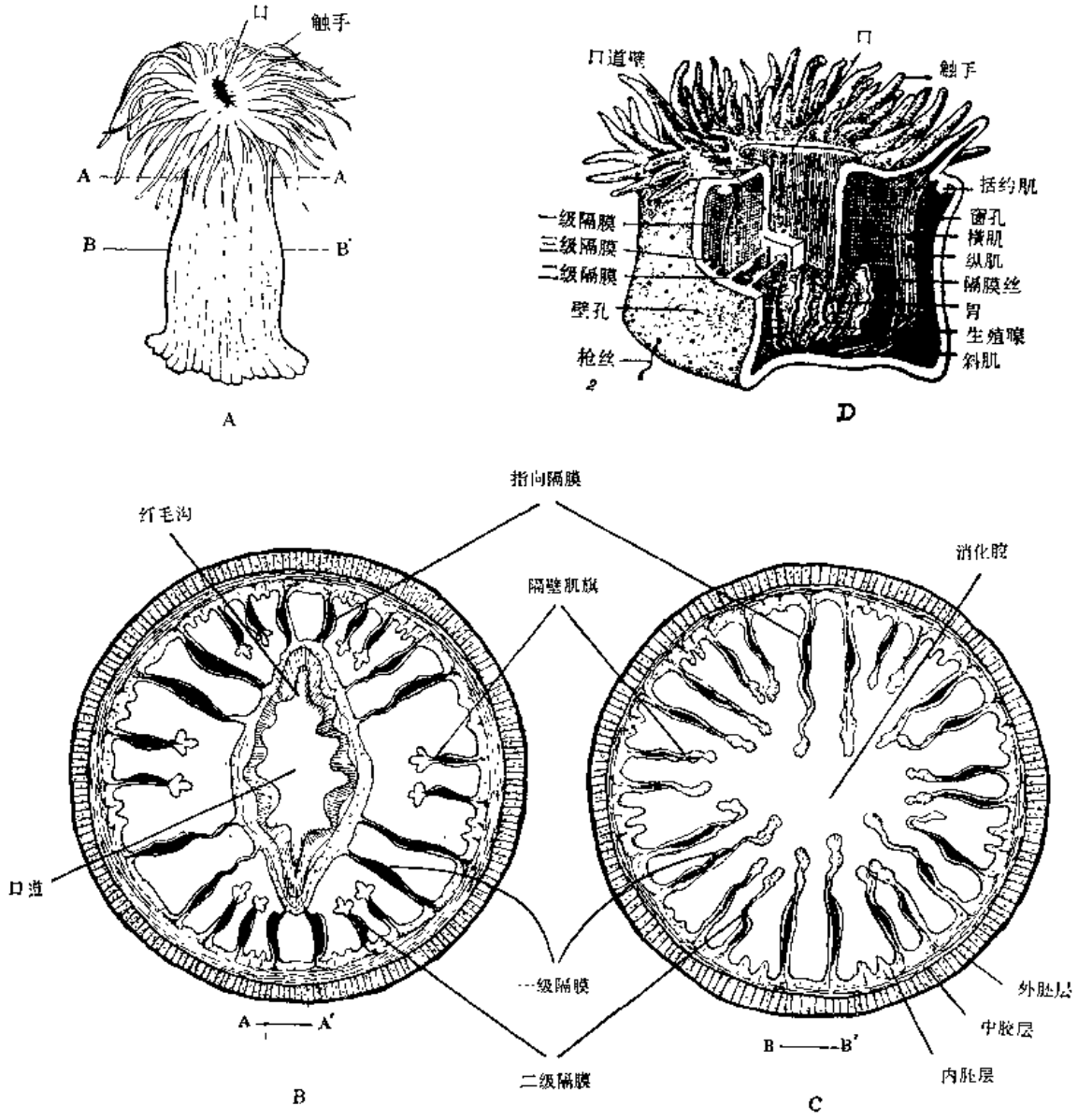


图 10—1 海葵的外形和构造

A—外形；B—通过口道横切面；C—通过消化腔横切面；D—海葵解剖

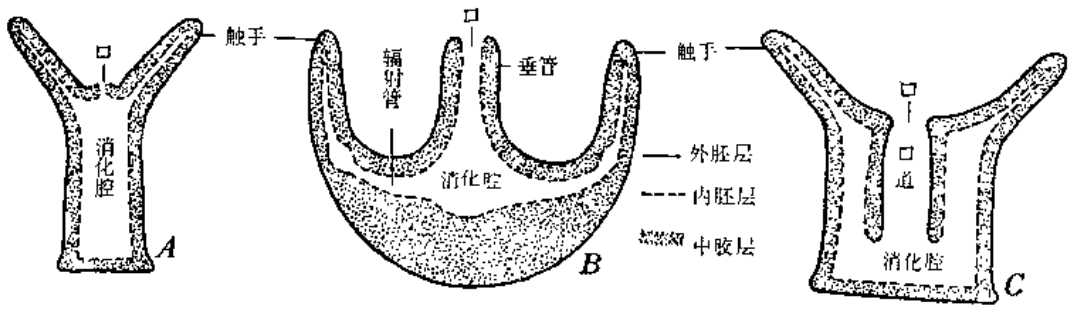


图 10—2 水螅型和水母型的比较

A—水螅型；B—水母型；C—水螅型（珊瑚水螅）

的下端具口道，如珊瑚水螅（图10—2C）。

水母型适应漂浮生活，身体呈圆盘状，其凸出的一面叫外伞，凹入的一面叫内伞。内伞中央悬挂着一个垂管，管的末端就是口，伞的边缘有触手和感觉器官，有的水母在内伞边缘向内凹入形成一环膜状构造，称为缘膜。水母型生活时，口向下，外伞向上，如将水母型向上翻转，就可看出水母形和水螅型基本构造是一样的（10—2B）。区别在于水母型比较扁平，中胶层较厚，用以减轻体重。适于漂浮生活。

（三）腔肠动物的分类

腔肠动物化石近年来在前寒武地层中屡有发现。据统计在澳大利亚埃迪卡拉（Ediacara）前寒武系中采得的海相动物化石（即埃迪卡拉动物群），其中腔肠动物占67%，主要是原始的水母类。自前寒武纪以来，这类动物相继兴起，现仍很繁盛，目前已知的腔肠动物共有 9,000—10,000 种左右。

根据腔肠动物的软体构造特点，有无刺细胞，骨骼的有无及其特点以及个体发育史，可分为两个亚门和五个纲。

刺胞亚门（Cnidaria）具有刺细胞，可分下列四个纲：

1．原始水母纲（Protomedusae）属于水母类低级类型，无触手和口。前寒武纪至奥陶纪。

2．钵水母纲（Scyphozoa）亦称真水母纲，无水螅世代或水螅世代极不显著，水母世代很发育，多为大型的水母类，无外骨骼。寒武纪至现代。

3．水螅纲（Hydrozoa）包括许多小型的腔肠动物，营水螅型和水母型世代交替繁殖。外骨骼以角质为主。

4．珊瑚纲（Anthozoa）海生，只有水螅世代，软体和硬体构造均复杂，外骨骼以钙质为主，化石较多，为本章重点。

无刺胞亚门（Acnidaria）无刺细胞，只有下列一个纲。

栉水母纲（Ctenophora）为现代的海生腔肠动物。单体，无水螅世代，外形多为球形，胶质透明，漂浮生活，身体辐射对称，具有胃腔和口道。此外，还有八行纵向排列的栉板，用作运动，其上附有纤毛。栉水母纲无外骨骼，也无化石发现，本章从略。

二、原始水母纲(Protomedusae)

（一）一般特征及本纲地史分布

本纲水母体形状有椭圆形、盘形等。其上端称反口面（凸面），下端称口面(凹面)。水母体被深沟分为4—15个叶（节），这些叶又被次级叶所分割，但次级叶往往见于下伞叶。有4—5个口腕，无触手。无口（图10—3）。

本纲以无口、分叶多，多数不具对称性为特征，属于水母类低级类型。其地史分布自前寒武纪至奥陶纪。本纲化石发现于北美、欧洲、澳洲、亚洲等地，近年来在我国东北前寒武纪地层中也找到这类化石。

（二）化石代表

Brooksella Walcott, 1896（布鲁克斯水母）水母体盘状，被深沟分为许多叶，上伞叶的数目在 5 个以上（图10—4）。前寒武纪至奥陶纪。

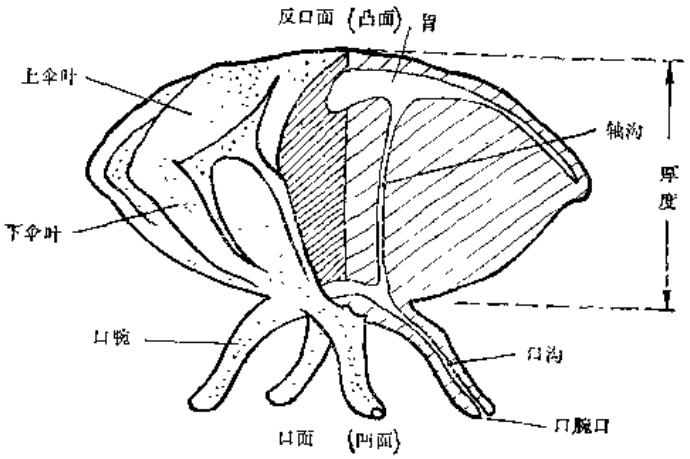


图 10—3 原始水母纲 *Brooksella*（布鲁克斯水母）的再造图

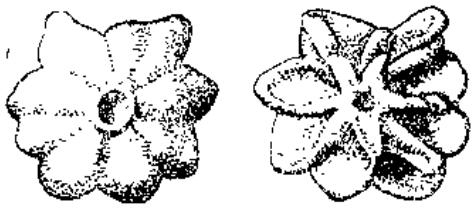


图 10—4 *Brooksella cambria* Walcott
×1，北美，ϵ_2

三、钵水母纲(Scyphozoa)

（一）一般特征及分亚纲

身体多具辐射对称，自由游泳或固着生活，全为海生。大多为大型的水母，如海蜇。本纲水母型结构与水螅纲的水母型基本相同，只是中胶层特别发育，水母伞的边缘无缘膜，消化腔进一步发育，分成四个胃囊。身体无外骨骼，或具一层薄的几丁磷灰质壳。根据软体结构特点和有无外骨骼，本纲可分为两个亚纲。

1．钵水母亚纲（Scyphomedusae）无外骨骼，化石多为水母印痕。

2．锥石亚纲（Conulata）具几丁质磷灰质薄壳，壳多为方锥状，化石较多。

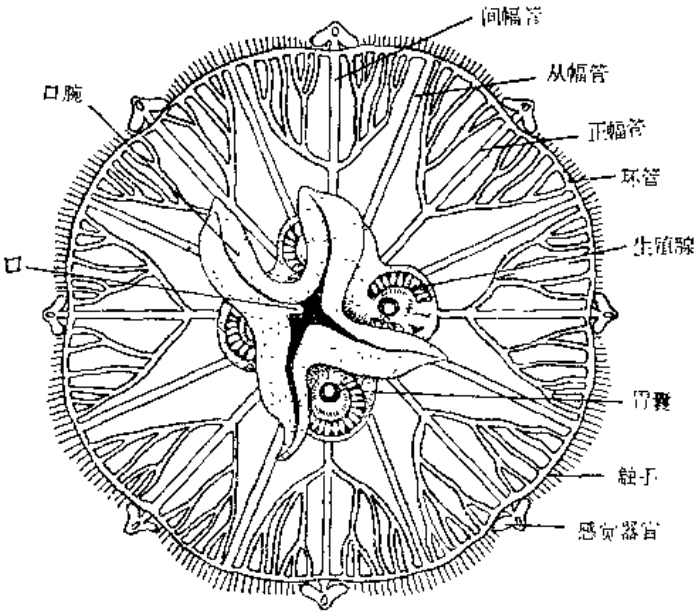


图 10—5 海月水母口面观

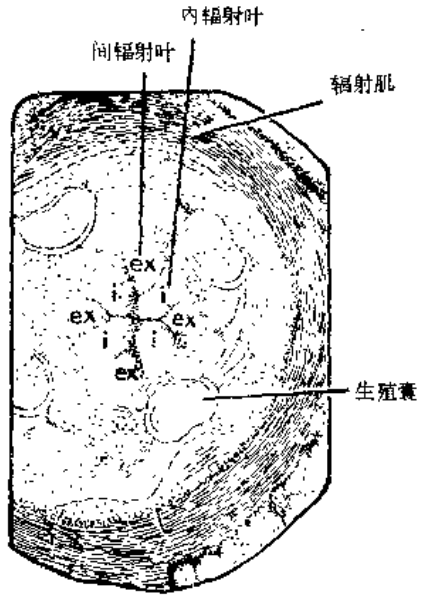


图 10—6 *Rhizostomites admirandus*（HAECKEL）
×0.25，德国，J_3

（二）钵水母亚纲构造特点

以现代的海月水母（*Aurelia aurita*）为例（图10—5）：

水母伞的边缘有无数短而细小的触手，和八个感觉球，胃腔（消化腔）被分成四个胃囊，其中有四个隔膜将它分开，因此身体呈四辐射对称。由胃囊向伞缘分出许多管道，并有一定的排列和方向性。在口的周围有四条伸长的口腕，分置于口的四角，作为捕食之用。

本亚纲因无硬体，化石很少，在稀罕和特别适宜的条件下，可保存为水母印痕化石。北美的寒武系页岩，苏联的中寒武统，德国的二叠系、侏罗系中均找到过这类化石。例如根口水母（*Rhizostomites*）（图10—6），发现于德国上侏罗统，化石仅为水母软体印痕。

（三）锥石亚纲一般特征及壳的结构

锥石亚纲主要见于中寒武世至二迭纪，而以志留纪、泥盆纪地层中发现最多。日本的三迭系中也曾找到。锥石类具几丁磷灰质薄壳，壳形一般为方锥体，这属于固着类型（图10—7，A）。通常高10厘米左右，最高达30—40厘米。有的近圆锥形，顶端浑圆，属自由漂浮类型（图10—7，B）。方锥形壳每边都有许多横脊或横纹，很多锥石在其四个锥面

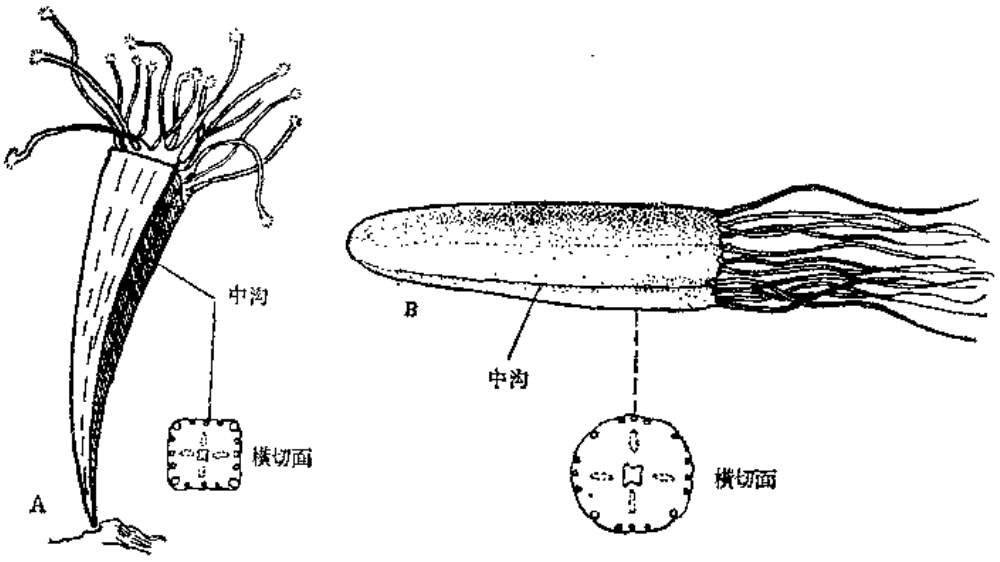


图 10—7　固着与浮游类型两种锥石的再造图

A—古锥石（*Archaeoconularia*）固着类型；B—外圆锥石（*Exoconularia*）浮游类型

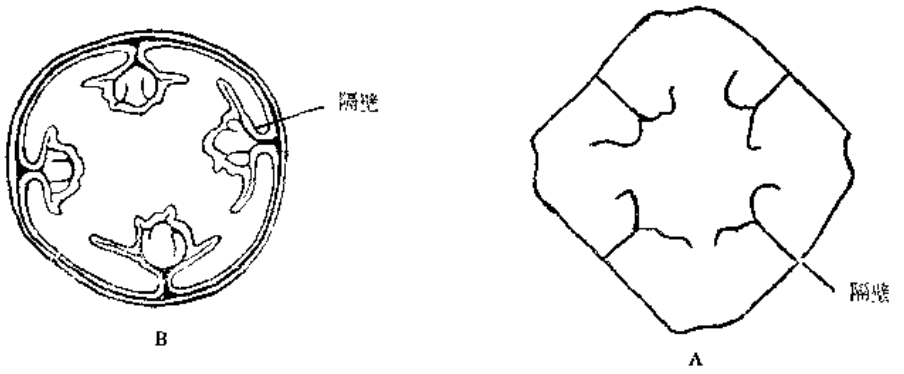


图 10—8　始锥石（A）与现代钵水母（B）横切面比较

交接的角上有角沟。横脊可穿过角沟。每一个锥面的中线有时具中沟（中央沟），并平分锥面的顶角；在每个中沟位置于壳内相对应处有四个隔壁，但在化石上很少保存。此外，壳表面还有一些纵列和横列的装饰。

1．锥石的分类位置问题　这类化石自十九世纪初首次发现以来，已记载和描述了20多个属，但其分类位置长期争论未定。自1937年基得连（Kiderlen, H.）阐明锥石的许多构造之后，把这类化石归入钵水母纲，已得到广泛的承认；因锥石的四辐射对称，内部具四个纵向的隔壁，有的隔壁在内方分叉，这些特点均可与现代的钵水母比较（图10—8）。

2．我国的锥石分布和化石代表　过去研究较少，资料不多，仅在我国西北中寒武世地层中找到，近年来在华北中石炭统、新疆准噶尔中泥盆统、湖南上泥盆统以及西藏珠峰地区的二迭系均发现有锥石。目前我国已研究报导锥石类若干属，现仅列举典型代表如下：

Conularia Sowerby, 1821　（锥石）　壳方锥形，横脊发育，排列紧密，脊间具纵脊或纵线，面中线处不见中沟或脊，内部也不存在隔壁。角沟发育，横脊通过角沟不被截断（图10—9）。晚寒武世至二迭纪。

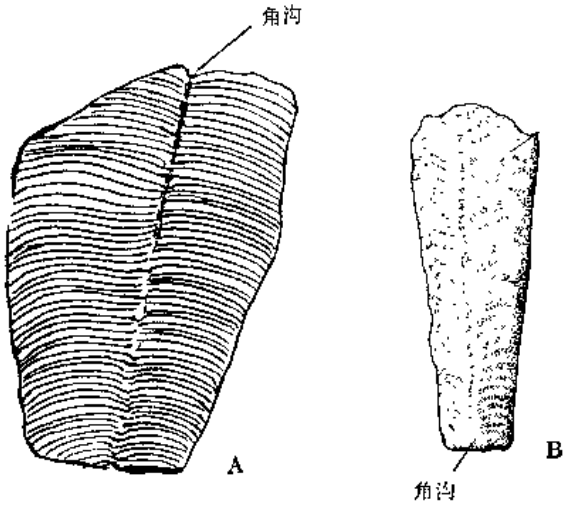


图10—9　*Conularia*
A—*Conularia continens* Hall ×1，新疆，D_1；B—*Conularia laonardensis* ×1，美国德克萨斯州，P

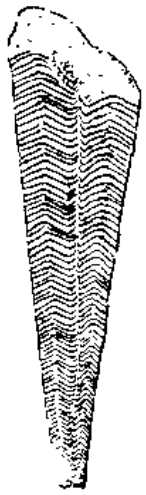


图10—10　*Paraconularia worthi* (Waagen)
×1，印度，P

Paraconularia Sinclair, 1940　（拟锥石）

壳方锥形，壳饰比较明显。横脊在靠近角沟处强烈弯曲，末端并不穿过角沟。两个两邻锥面的横脊末端在角沟处呈犬齿交错。横脊在壳面中线处稍为弯曲（图10—10）。中志留世至早石炭世，二迭纪也有。

四、水螅纲(Hydrozoa)

（一）一般特征及分类

以海生群体为主，少数居于淡水。外形多样，有两种基本类型：终生为水螅型或水母

型，或两者进行世代交替。水螅型个体呈袋状、杯状、圆柱状。多为群体，有的具多型现象。个体很小，一般直径不超过 2—3 毫米，大小不如珊瑚虫纲的水螅体。通常固着不动，口向上，位于口盘中央，为触手围绕。水母型为凸起的伞状，口朝下，为自由游泳。体壁由内、外胚层和中胶层组成。没有口道，口直接和腔肠相连。体腔内没有放射状的隔膜，呈四辐对称或辐射对称。

水螅纲的世代交替表现为：由无性出芽繁殖形成群体，群体产生有性的水母体，水母体脱离母体后，在水中营漂浮或游泳生活。发育成熟后再行有性生殖，精子和卵结合发育成游泳幼虫，然后固定生长而成为新的水螅群体，如薮枝虫（*Obelia*）的世代交替（图 10—11）。

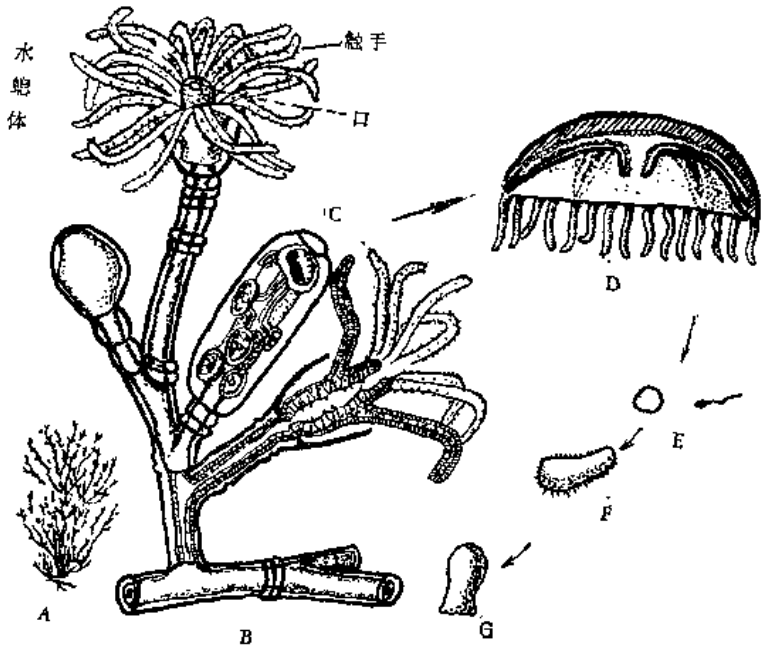


图 10—11　薮枝虫（*Obelia*）世代交替生活史

A—群体，原大；B—放大了的群体（右下的水螅体为剖面观）；C—生殖体；D—水母体；E—卵和精子；F—浮浪幼虫；G—固着幼虫

在水螅纲中，有的代表无硬体；有的分泌角质或钙质的外骨骼。分泌钙质骨骼的有：层孔虫目（Stromatoporida），多孔虫目（Milleorina），柱星虫目（Stylasterina）和刺毛虫类（Chaetetida）。多孔虫目和柱星虫目，一般生活在第三纪和现代礁体中。层孔虫目和刺毛虫类则是古生代和中生代的造礁生物，保存有较多的化石。

（二）层孔虫目（Stromatoporida）

层孔虫营底栖固着海生生活，全为群体，现已绝灭，自寒武纪开始出现，一直延续至白垩纪。它分泌钙质硬体，其软体结构和原来的生活情况已无法确知。硬体变化多端，因此关于它的分类位置，仍是争议问题。由于其骨骼构造同水螅纲的某些代表相似，如星状沟，轴管、生长间断性，还有造礁等，所以暂作为水螅纲的一个目。

1．层孔虫的外形和构造　层孔虫是由许多细小个体组成的群体动物，其软体分泌的钙质骨骼通称硬体。硬体外形呈不规则的团块状，层状、圆柱状或块枝状等。大的群体可宽达两米，厚达一米，小的直径不足一厘米。硬体表面常有凹陷的浅沟，呈放射状排列，

称星状沟（图 10—12）。星状沟常由一个中央沟和从中央沟向四周放射的若干枝沟组成。星状沟可以单独存在，也可以几个连结在一起。有些群体表面有圆形或不规则的突起，称乳头状突起（图 9—13）。硬体底部有一层褶皱的外皮。

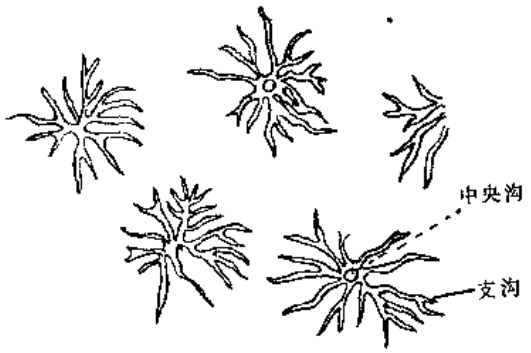


图 10—12 星状沟

图 10—13 乳头状突起

骨骼主要由称为水平组织的层状构造和称为直立组织的支柱组成（图 10—14）。层状构造可分细层和粗层。细层薄，平行排列，有时可弯曲呈泡沫状。粗层较厚，每间隔几个细层出现一个粗层。支柱是细小的直立组织，有实心的，也有中空的。有圆柱状的，也有分叉的。局限在两细层之间或穿越几个细层。相邻两细层和两支柱间的空间称虫室。在一类柱状和块枝状的层孔虫中，可看到轴管构造（图 10—15）。轴管内有时有横板，四周为泡沫板细层包围，无管壁构造。

图 10—14 骨骼构造

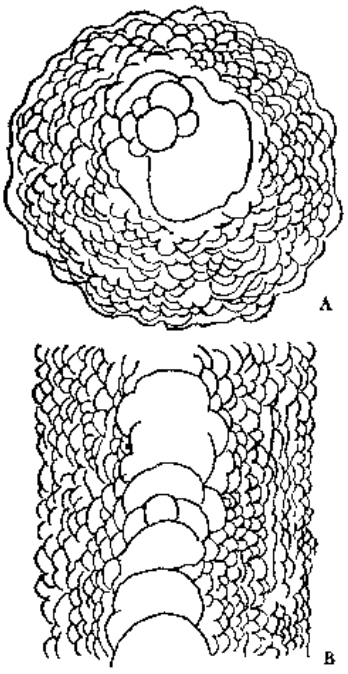


图 10—15 *Beatrica nodulasa* Billings
A—横切面；B—纵切面；均×2，示具横板的轴管及四周泡沫状细层

2．层孔虫目化石代表

Labechia E. Edwards-Haime, 1851（拉贝希层孔虫） 硬体块状，亚圆柱状。由向外凸的泡沫板和圆、粗而长的支柱组成。支柱穿越泡沫状细层（图 10—16）。晚奥陶世至石炭纪。

Clathrodictyon Nicholson et Murie, 1878，（方格层孔虫） 硬体块状或层状。表面

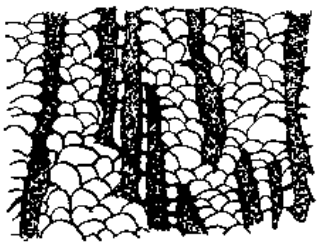


图 10—16 *Labechia conforta* Lonsdale
纵切面 ×6

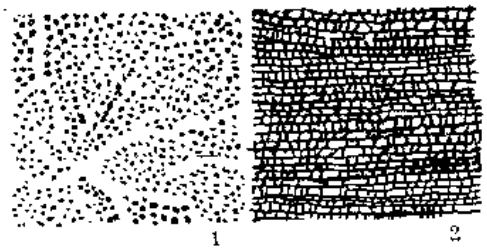


图 10—17
1. *Clathrodictyon stratellum* d'Orbigny 横切面，×10；
2. *C. vesiculosum* Nicholron et Murie 纵切面，×10

常见星状沟。细层平整，支柱一般仅限于两细层之间(图 10—17)。O—D。

Actinostroma Nicholson, 1886 （放射层孔虫） 硬体块状、层状。有时具粗层，含很多细和粗的支柱，支柱有时明亮但不是空的，常连接 3—6 细层。存在星状沟(图 10—18)。志留纪至泥盆纪。

Stromatopora Goldfus, 1826 （层孔虫） 硬体块状或层状。具粗层，粗层之间具不连续的薄而紧密的细层。支柱多，与细层组成细密的网格构造。星状沟发育良好。有些标本具乳头状突起（图 10—19)。志留纪至泥盆纪。

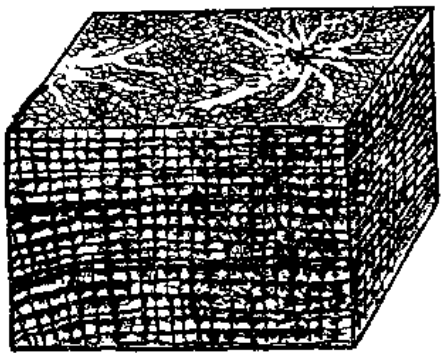


图 10—18 *Actinostroma manontovi* Yavorsky
×10

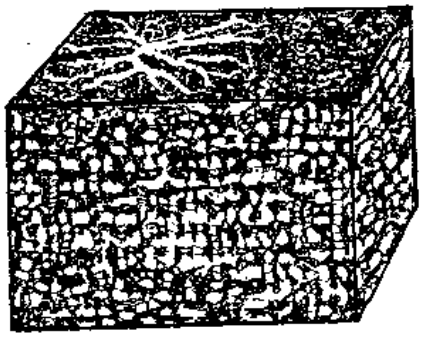


图 10—19 *Stromatopora typica* Rose
×10

Amphipora Schulz, 1883 （双孔层孔虫） 硬体柱状或分枝状，具轴管，内含漏斗状横板，泡沫状细层围绕轴管周围（图 10—20)。泥盆纪至二叠纪。

3．层孔虫的研究方法、地史分布及地层意义 对于层孔虫的研究，除了野外采集时要注意硬体形状及表面构造外，回到室内详细研究内部构造时，一般要切两个方向的薄片；平行于层状构造的弦切片，和通过硬体中心和支柱平行的纵切片。当硬体是块枝状或圆柱状时，需要三种切片：弦切片、纵切片、再加上一个横切片，以便在显微镜下观察研究。

层孔虫出现于中寒武世，一直延续到白垩纪。志留、泥盆纪是极盛时期，也是造礁的主要时期，石炭纪以后渐少。在我国，主要分布在奥陶纪、泥盆纪、早石炭世和西藏的中生代地层中。

层孔虫是一类造礁的群体古生物，在其化石丰富的地区，常能发现有价值的石油。我国广西、湖南古生代地层中有大量的层孔虫化石，应引起石油工作者和古生物工作者的重视。同时随着对层孔虫研究程度的提高，层孔虫的地层学意义也随之增大，苏联和美国泥

盆系的层孔虫可以作为带化石。如果我们详加研究，对解决滇、黔、桂、湘泥盆系的划分和对比一定会有很大帮助。

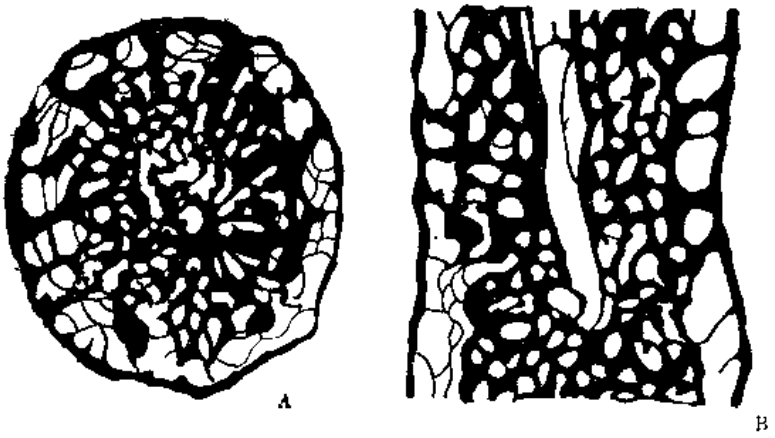


图 10—20 *Amphipora ramosa* Phillips
A—横切面；B—纵切面 约×12

（三）刺毛虫类（Chaetetida）

它们出现于奥陶纪到中新世绝灭，是一类营底栖固着生活的生物，全为群体。复体外形多样，有球形、半球形、层状、皮壳状等。复体基部有褶皱的全壁。个体小，一般为多边形，有时呈复杂的弯曲形，是由于繁殖过程中分裂不完全所致。体壁完全融合，没有间隙；常见清晰的羽状构造。没有隔壁，但由于体壁内凹而产生类似于隔壁的假隔壁突起。群体繁殖方式主要有两类：一是假隔壁凸起相连将母体分为两个子体的分裂繁殖；二是基部出芽繁殖。横板的形状及排列方式主要取决于个体的形状及排列方式，体壁完整的个体内，横板水平；在体壁不完全，横断面为弯曲形的个体中（图 10—21）横板不完整或呈泡沫状，如 *Chaetetipora*（管刺毛虫）。

刺毛虫类的分类位置一直在讨论中，多年来把它作为独立的科置于横板珊瑚中，但它缺失隔壁，完全的纵向分裂繁殖方式和体壁羽状构造，使它区别于横枝珊瑚。由于它缺少隔壁，不应属于珊瑚虫纲。这些特点比较接近层孔虫，暂把它放在水螅纲。

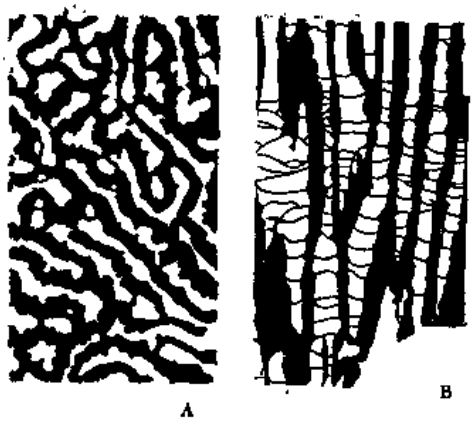


图 10—21 *Chaetetipora eleganta* Struve
×5 A—横切面，示不完全分裂，产生弯曲的形状；B—纵切面，示不完全的横板

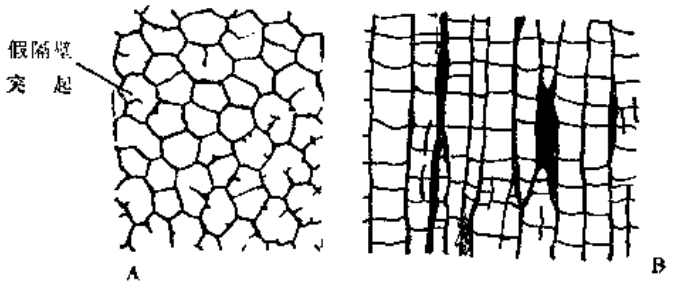


图 10—22 *Chaetetes gigarteus* Sokolov
A—横切面；B—纵切面；约×5

化石代表：

Chaetetes Fischer V. Waaldeim in Eichwald, 1829 （刺毛虫） 复体块状，由长而细的多角柱状个体组成，直径 0.15—1.2mm。个体相互紧贴，芽管内发育假隔壁突起，横板细，水平状（图 10—22）。奥陶纪至二叠纪。

五、珊 瑚 纲(Anthozoa)

（一）珊瑚纲一般特征及分类

本纲包括现代的海葵、石珊瑚、红珊瑚和已绝灭的四射珊瑚、横板珊瑚等。全部海生，单体或群体，只有水螅型。在口的下端具有口道，消化腔内有内胚层突出形成的放射状隔膜，并分成若干小室，在结构上比水螅纲的水螅型复杂得多。

珊瑚纲绝大多数具外骨骼，以钙质为主，少数为角质。骨骼多位于体外成为灰质座，它是珊瑚虫生长栖息之所。少数珊瑚具分散的钙质骨针，如某些八射珊瑚；或为钙质或角质的骨轴且位于中胶层内，如现代的红珊瑚（也属八射珊瑚）。

分类 根据软体特点，如触手、隔膜的数目和排列，有无硬体骨骼及其构造特点，珊瑚纲可分为下列几个亚纲：(其中异珊瑚类的分类位置未定)

1．四射珊瑚亚纲（Tetracoralla） 具钙质骨骼，隔壁数一般为 4 的倍数，仅在四个部位生长。寒武纪；奥陶纪至二叠纪。

2．异珊瑚类（Heterocorallid） 单体，细小，隔壁一般生长在两个部位。其分类位置未定，一般作为珊瑚纲的一个目。晚泥盆世至中石炭世。

3．六射珊瑚亚纲（Hexacoralla） 隔壁在六个部位生长，且为 6 的倍数。大多数具钙质骨骼。中三叠世至现代。

4．横板珊瑚亚纲（Tabulata） 全为复体，钙质骨骼，隔壁一般不发育，而横板发育。中寒武世至三叠纪。

5．日射珊瑚亚纲（Heliolitoidea） 全为复体，具钙质骨骼，除个体小管外，还有共骨组织。晚奥陶世至泥盆纪。

6．八射珊瑚亚纲（Octocoralla） 珊瑚体的触手和隔膜各有八个。触手呈羽状分枝，珊瑚虫彼此分开而以共体相连（图 10—23），如苍珊瑚（*Heliopora*）。

八射珊瑚全为群体，群体内有骨骼支持，有的为游离的骨片或钙质骨针，分散在中胶层内；有的骨片或骨针相互愈合形成管状的骨骼；也有的愈合成群体的骨轴。八射珊瑚地史分布自三叠纪至现代。化石不多，地层意义不大。本章从略。

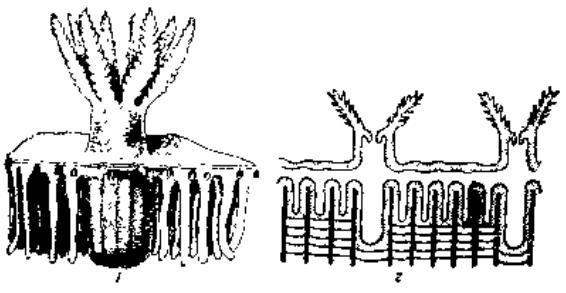


图 10—23 苍珊瑚（*Heliopora*）的构造 （现代）
1—珊瑚虫及其邻近的软体；2—垂直切面，表示软体与硬体关系

（二）珊瑚骨骼构造及其形成

前已指出珊瑚虫体壁外胚层细胞能分泌钙质骨骼，这是从现代的六射珊瑚研究得知的。珊瑚虫大多雌雄同体，即精细胞和卵细胞产于同一个体。有性生殖产生浮浪幼虫，当幼虫离开母体，游动一时期后，便固着下

来成为一个新个体。体壁基部首先分泌一个底盘，底盘边缘逐渐上长形成外壁；随着珊瑚虫的成长，它们分泌的骨骼也渐次增加，软体随之上移（图 10—24）。

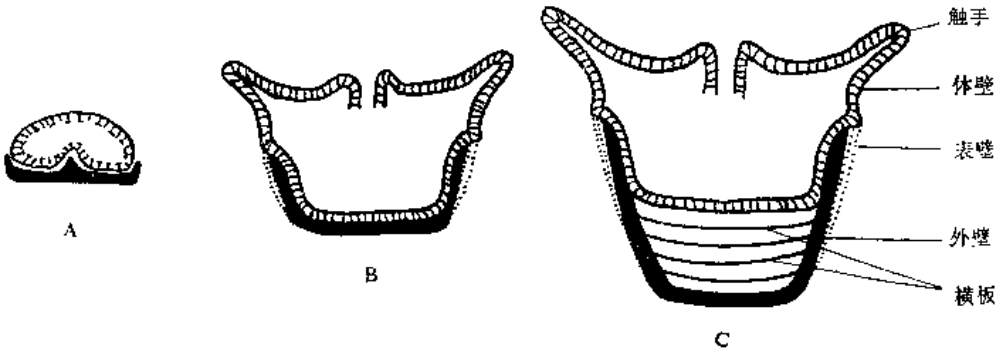


图 10—24　珊瑚骨骼形成

（纵切示意图）

A—固着不久幼虫，基部分泌钙质底盘；B—底盘边缘上长形成外壁；C—随着珊瑚虫上移，底部分泌横板支持软体

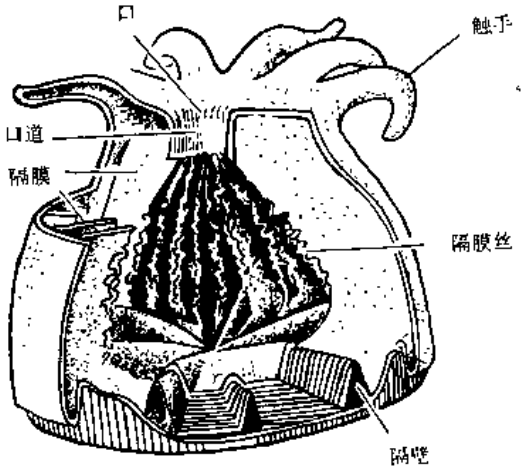


图 10—25　六射珊瑚软体构造及软体与骨骼关系

（模式图）现代的 *Metridium*

在外壁外面，珊瑚虫体壁常有下垂部分，当外壁向上增长过程中，这些下垂的体壁就分泌许多环状的生长皱纹，附于外壁表面称为表壁（图10—24C）。在分泌外壁和表壁的同时，体壁底部开始形成辐射状褶皱，而褶皱的上凸部分，分泌直立的板状隔壁(图10—25)，用以支持软体。

隔壁之间还有下凹的软体部分，这些下凹部分在上移过程中，其外胚层往往分泌一系列的规则的弯曲小板称为鳞板，也是支持软体的。鳞板只位于隔壁之间，面且仅在珊瑚体边部发育。如果隔壁间的软体下凹不深，它分泌的小板，则变为大小不规则，往往在个体边缘切断隔壁，即先于隔壁而生长，就称为泡沫板。此外，珊瑚虫软体中央平坦部分，经常作阶段性的整体上移，并分泌一系列水平或倾斜的横板来支持它。总之，随着珊瑚虫的生长和软体的褶皱与上移，硬体构造相应形成，但在各类珊瑚中表现的复杂程度有所不同。

六、四射珊瑚亚纲

（一）四射珊瑚的外形

四射珊瑚已经绝灭，其软体构造和分泌骨骼的机能推想可能与现代的六射珊瑚相似。生活着的珊瑚软体称珊瑚虫。它分泌的全部骨骼称为珊瑚体。珊瑚虫营单独生活的称单体；群集在一块生活的称群体。保存为化石的均属珊瑚的硬体部分，所以四射珊瑚硬体又可分为单体和复体。

四射珊瑚具有六个原生隔壁，后生的一级隔壁仅在四个部位按一定顺序生长，每轮仅增生四个。因此隔壁数为 4 的倍数，故称这类珊瑚为四射珊瑚。又因珊瑚体外壁上，尤其是单体珊瑚，常具纵脊与横的皱纹，所以这些珊瑚又称皱珊瑚（Rugosa）。

四射珊瑚单体、复体类型很多，在分类鉴定上有重要意义，现分述之。

1．单体外形　单体珊瑚适应性较强，外形变化多，但多数呈角锥状或弯锥状。又可根据珊瑚顶角大小和弯直程度细分为：狭锥状—顶角尖锐，约 20°；阔锥状—顶角约 40°；陀螺状—顶角约 70°；荷叶状—顶角约 120°；圆盘状—顶角近 180°；圆柱状—除始端成锥状外，珊瑚体在生长过程中，直径保持不变；如生长方向有变化，而珊瑚体直径不变，就形成曲柱状。另外，有一面扁平，一面凸起的拖鞋状；也有四面扁平，扁平面在始部成一定角度相交的，称方锥状（图 10—26）。

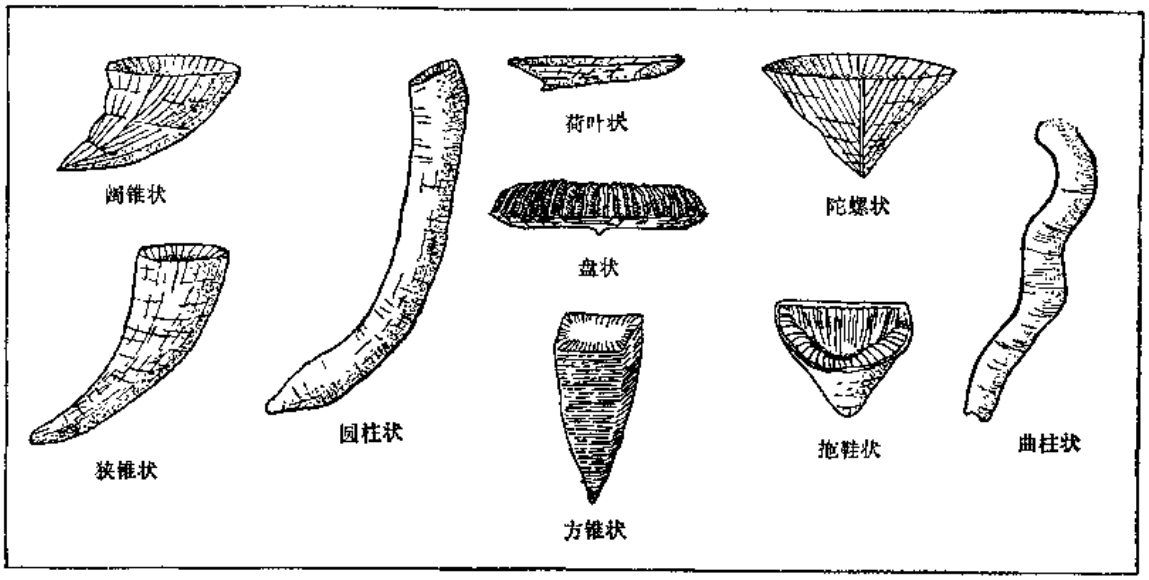


图 10—26　四射珊瑚单体各种外形

此外，还有一些特殊类型，如套杯状（图 10—27 F），由于萼内中央连续出芽而形成。每次只发育一个幼体，并占据母体中心，致使母体停止生长，如此出芽继续多次，珊瑚体外形则多次膨大与收缩，即形成套杯状。就其生长方式而言，称为“回春”现象（Rejuvenecence）。在回春时，珊瑚体内部构造往往重演其幼年阶段的性质。

2．复体外形及珊瑚体的繁殖　由于群体出芽及个体间接触的方式不同，可形成各种复体。珊瑚的出芽方式有下列几种：

1）萼内轴部出芽　在母体轴部横板带上先后发生几个新芽体，而母体即停止生长，这种出芽方式比较少见（图10—27 B）。有时要注意萼内轴部出芽与萼内分裂繁殖的区别，前者是先后产生几个芽体，大小往往不一；后者同时从母体分裂出几个芽体，大小均一。

2）萼内边缘出芽　即在母体萼内边缘带出芽，一个或多个（图 10—27 A），这是常见的一种出芽方式，母体不一定停止生长。

3）萼外侧方出芽　在珊瑚体的侧面发生新的芽体，逐渐长成个体，这是丛状复体常见的出芽方式（图 10—27 C）。

4）萼外间隙出芽　在多角状复体珊瑚中，个体间往往存有空隙，从空隙处的个体外

侧发生幼芽增长而长（图 10—27 D）。在互通状复体珊瑚中，往往在几组互通隔壁之间的空隙处产生新芽体。

此外，有的四射珊瑚具独特的萼内分裂繁殖，一般是 4 分裂或 5 分裂繁殖，并形成丛状或块状复体。如志留纪的十字珊瑚（*Stauria*），常为 4 分裂繁殖，四个原生隔壁在个体中央相交成十字形，母体四分后，逐渐增长形成 4 个新的芽体（图 10—27 E）。

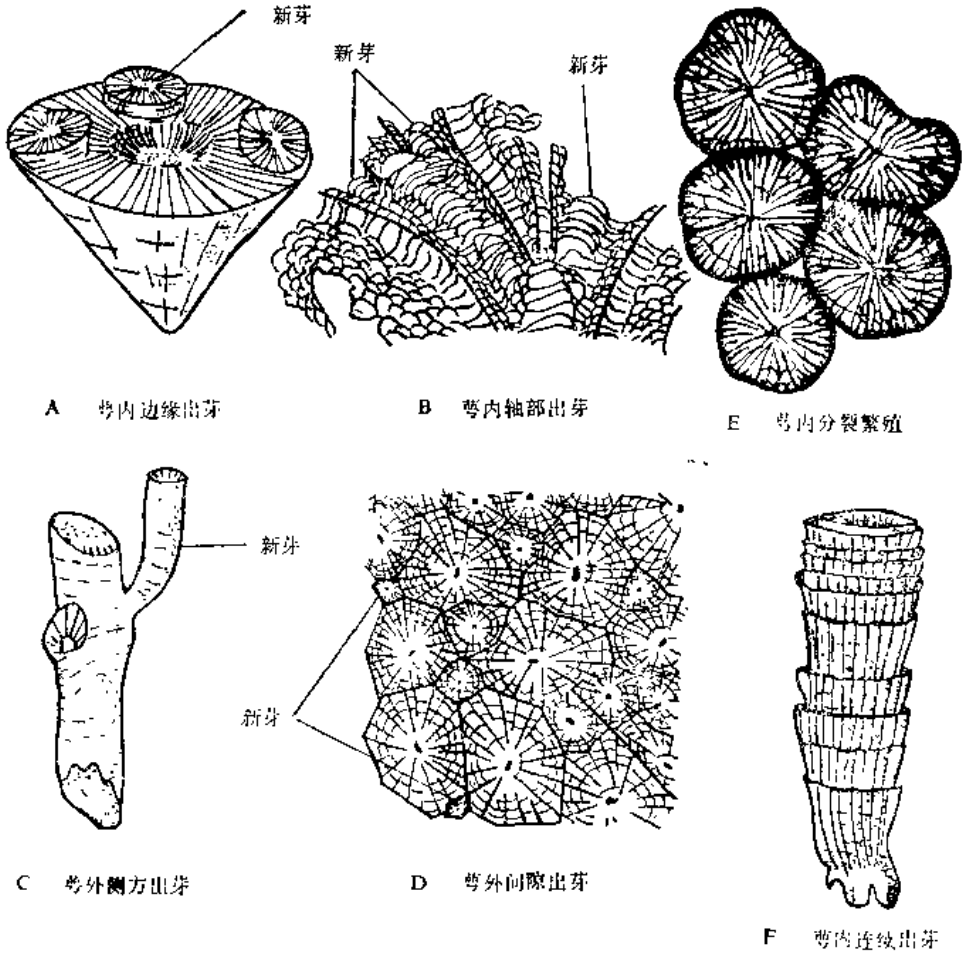


图 10—27 四射珊瑚的出芽类型与分裂繁殖

A—*Entelophyllum*，放大；B—*Acervularia*，纵切面，放大；C, D—*Lithostrotion*；E—*Stauria* 四个原生隔壁在中心相交呈十字，四分裂繁殖；F—*Tryplasma* 萼内连续出芽，形成套杯状

复体外形可根据珊瑚个体集结情况分为丛状与块状两大类（图 10—28）。

- 丛状（珊瑚个体互不接触）
  - 枝状—各个体向不同方向生长，状如树枝。
  - 笙状—各个体生长方向，大致相同，彼此近平行排列，外貌似笙，个体间除分枝处相连外，有时具连接凸起或连接管。
- 块状（珊瑚个体紧密连接）
  - 多角状—复体横切面为若干个体密接形成多角形，个体外壁全部保留。
  - 多角星射状—与多角状相似，但相邻单体的外壁部分消失、隔壁位置未变，彼此交错。
  - 互通状—所有个体的外壁全部消失、相邻单体的长隔壁相互连接。
  - 互嵌状—相邻单体的外壁全部消失，而以泡沫带相互接触。

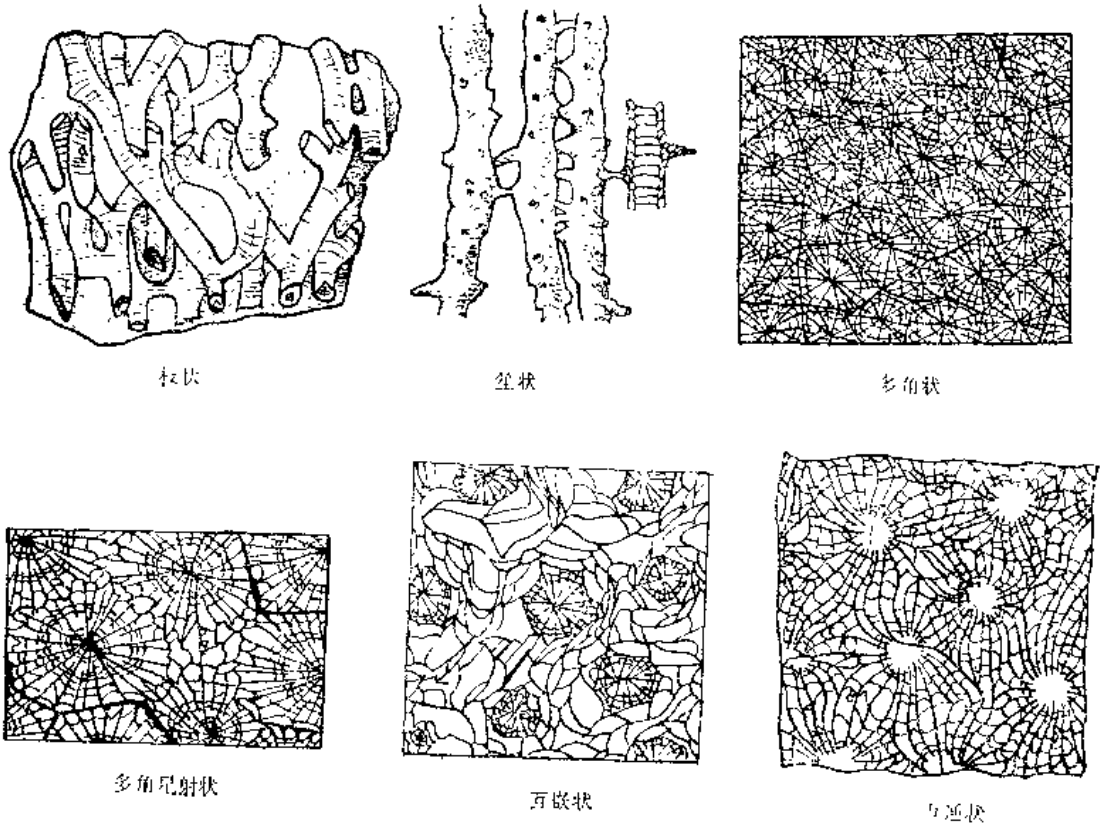


图 10—28 四射珊瑚复体类型

必须指出，在丛状与块状之间，以及各种复体类型之间，均有过渡类型，同时复体外形的多样化，也与生活环境和生物本身的遗传、变异有关。生活在海浪地带尤其是造礁的群体珊瑚，常具有块状复体，因为这是抵抗海浪的最好方式。生活在平静海水或泥质较多的地区的群体珊瑚，往往具细分枝丛状复体。

（二）四射珊瑚骨骼微细构造

它的骨骼微细构造与现代六射珊瑚基本相似，但变化较多。目前，对珊瑚骨骼微细构造的研究日渐重视，可以帮助解决分类、演化和各科属之间的亲缘关系。四射珊瑚的微细构造，按其不同组织可分两大类：

1．羽状组织　多见于隔壁，其结构单位是羽簇。羽簇是一群具有集中点的辐射排列的方解石羽针。羽状组织的发生，首先从个别分离的羽簇开始，再由羽簇连接成为柱状排列的羽梢（图 10—29,1）。羽梢一般分为单羽梢与复羽梢，前者是一种简单的羽梢，它的羽状组织的每一钙化中心大致排在一条线上，如图 10—29,1 所示。复羽梢是一群没有固定钙化中心的羽状组织，羽梢排列较复杂，其周围常被层状组织包围。不管单羽梢或复羽梢，如紧密排列可形成羽扇，最后由羽扇扩大而成为板状隔壁（图 10—29,2）。板状隔壁一般是由单羽梢组成，在其内缘如羽梢分离，则成刺状羽梢（图 10—29,2）。

2．层状组织　结构单位是钙质薄片（方解石薄片），形体很小，平行排列，方向与软体接触面一致。层状组织多见于四射珊瑚的横列构造，如横板、鳞板等，还常见于外壁，少数见于隔壁（图10—29,3）。

另外，还有一种羽层状组织，其特征是羽状组织与层状组织并存，彼此正交。在隔壁

中部有的羽针呈放射状，两侧有平行排列的羽针与层状组织相交（图 10—29,4）。有的羽层状组织在隔壁中线两侧均为平行排列的羽针，层状结构不清楚，如犬齿珊瑚(*Caninia*)。

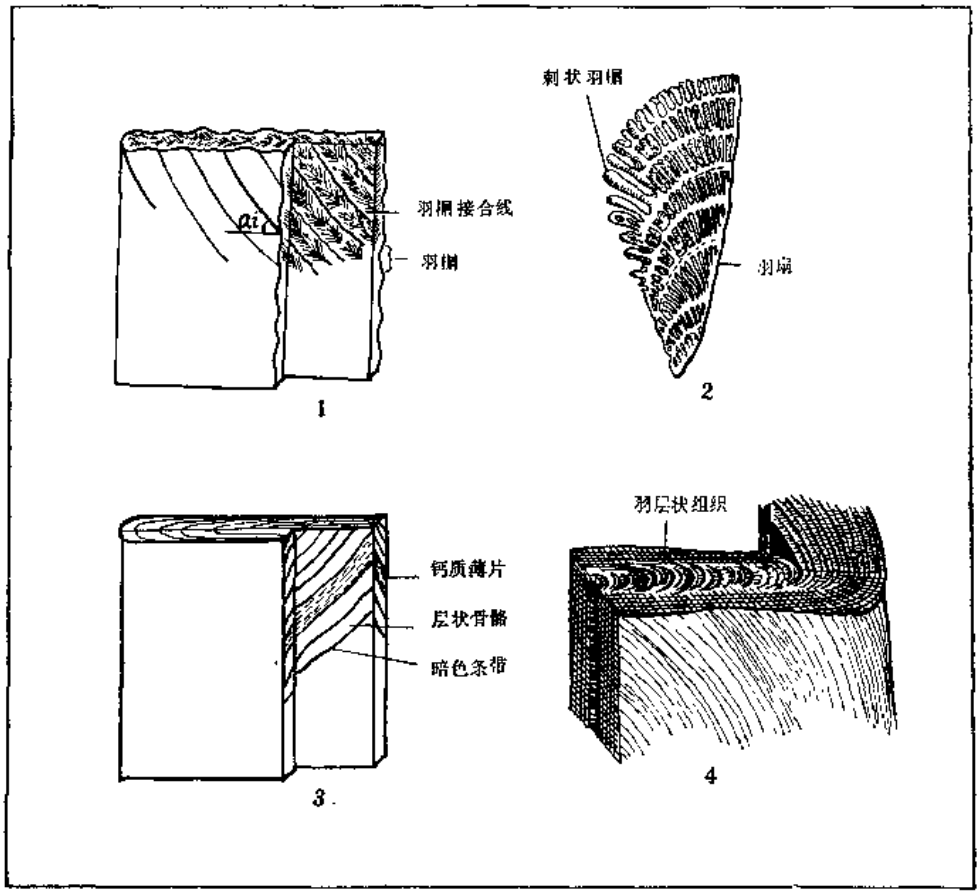


图 10—29 四射珊瑚骨骼微细构造

1—隔壁的羽状组织；2—隔壁羽扇及刺状羽缘；3—隔壁的层状组织；4—隔壁的羽层状组织

（三）四射珊瑚骨骼基本构造

四射珊瑚构造比较复杂，可分外部构造与内部构造：

1．外部构造　包括珊瑚的外壁、表壁、萼部等，分述如下：

1）外壁　四射珊瑚个体的外部墙壁称为外壁，是珊瑚体早期发育的基本构造。有了外壁，其他构造才有所依附，相继发生。但在成年期外壁往往不是一个独立的构造，有时是由隔壁的外端加厚联接而成。

2）表壁　位于外壁表面的一层灰质薄膜，是珊瑚体壁下垂部分在上移过程中分泌的生长构造，细的称生长线或横纹，较粗的称生长皱。而生长线与生长皱的形成，则与珊瑚的生长周期有关。根据现代六射珊瑚的研究，每一条细的生长线代表一昼夜；而每一个生长皱代表更长的生长周期（一季度或一年）。因此，当珊瑚体表壁保存完美时，可通过计算每一生长皱所包括的生长线数目，推知当时每年的天数，即所谓“古生物钟”的研究。

此外，在外壁或表壁上常有节瘤或根状突起（图10—31），作为固着之用。

3）萼部　大多数珊瑚体的末端具有杯状凹穴，为珊瑚虫栖息生长之所称为萼部。它有各种形状，如杯状、圆锥状、浅碟状等，珊瑚体早期和成年期萼部特征也往往不同。萼

底平坦或下陷形成萼穴；有的在萼部中央呈瘤状凸起称为萼瘤。萼穴的周围往往升起成为平台称为萼台（图10—30）。某些有盖珊瑚类，还具萼盖一片或四片。

2．内部构造　总的可分为纵列构造—包括隔壁；横列构造—包括横板、鳞板、泡沫板；轴部构造—包括中轴、中柱等。分述如下：

1）隔壁及其发生　四射珊瑚隔壁的发生有一定的顺序，以单体弯锥状珊瑚为例说明（图10—32）。

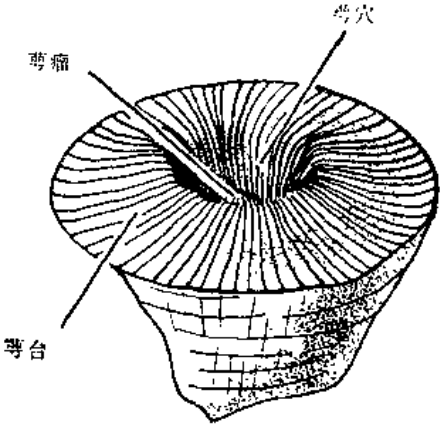


图 10—30　珊瑚体萼部构造

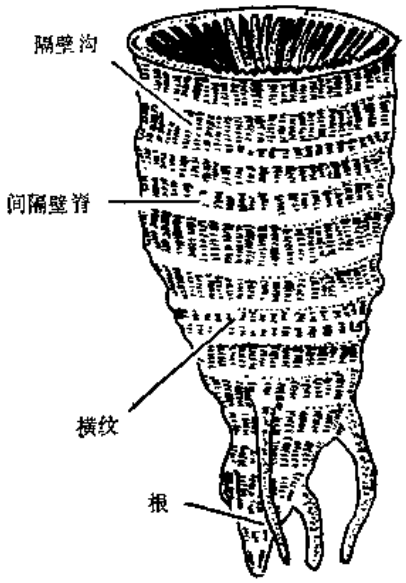


图 10—31　单体珊瑚表壁及根状突起

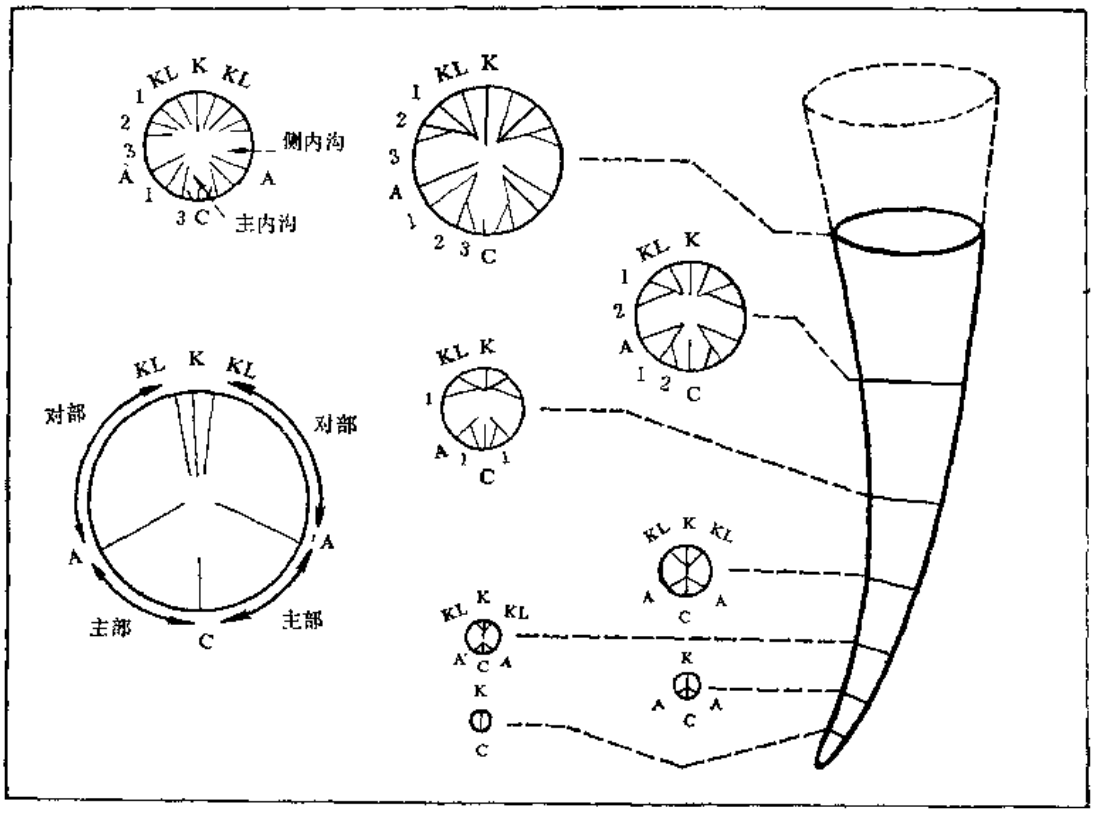


图 10—32　隔壁的发生及主内沟和侧内沟位置
（示意图）

单体的最始端（幼年期）只有 6 个原生隔壁，最先长出的主隔壁（C）和对隔壁（K）在中心相连（图10—32）；然后在主隔壁两侧长出两个侧隔壁（A），再后，在对隔壁两侧长出两个对侧隔壁（KL），这 6 个原生隔壁生成后，后生的一级隔壁只在主隔壁和侧隔壁之间的两个部位以及侧隔壁和对侧隔壁之间的两个部位生长（图 10—32），前两个部位称主部，后两个部位称对部。在这四个部位，每次顺序生长 4 个一级隔壁（图10—32中）。因此，一级隔壁和原生隔壁均为序生。而且一级隔壁数为 4 的倍数，但有些珊瑚隔壁增生顺序并不规则，主、对部隔壁数亦不相等。

另外，在一级隔壁之间，产生二级隔壁，较短小，它们多为轮生。即在个体生长的某一阶段，差不多同时出现，但二级隔壁的隔壁沟往往在始端即早已出现。

四射珊瑚一般只有一级和二级隔壁，有的可发育三级隔壁，甚至四级隔壁。如志留纪的 *Idiophyllum*（奇异珊瑚），可具三级隔壁；二叠纪的 *Iranophyllum*（伊朗珊瑚）具三级或四级隔壁。

2）内沟及其形成　由于四射珊瑚仅在四个部位生长一级隔壁，越靠近主隔壁和侧隔壁的一级隔壁发生得越晚，空隙较大；因此，在主隔壁和侧隔壁处常有较多的软体垂入，同时促使该处横板有一定程度的凹陷，即形成内沟。在珊瑚体横切面上主隔壁两侧表现有较宽的空隙，称为主内沟（图 10—32 左上）。而在侧隔壁处所形成的内沟称为侧内沟（图 10—32 左上）。由于珊瑚的成年期主隔壁往往缩短，主内沟一般较明显。内沟存在与否及其特征，在分类鉴定上具有一定意义。

3）隔壁和隔壁沟的排列　两个主部的一级隔壁平行于侧隔壁而与主隔壁相交，两个对部的一级隔壁平行于对隔壁而与侧隔壁相交，隔壁的两侧对称排列，同样在外壁上的隔壁纵沟（隔壁沟）反应出来（图 10—33,3）。隔壁沟只有当珊瑚表壁风化脱落或不发育时才能见到。

隔壁发育形式可分两种，一种是在成年期具有明显的四分羽状排列，即隔壁分别聚集

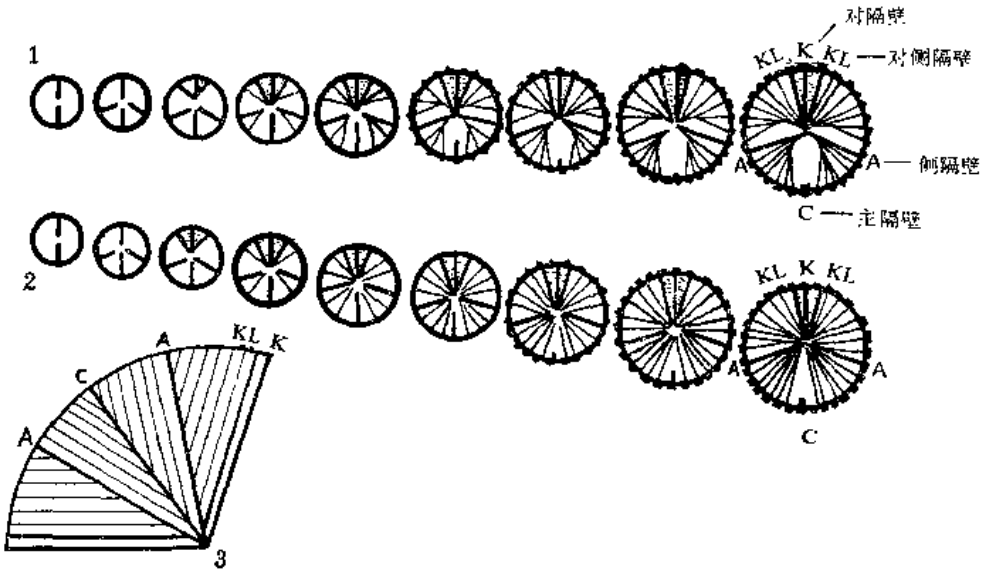


图 10—33　四射珊瑚隔壁发育两种类型及隔壁沟的排列

1—羽状排列类型　隔壁的排列呈两侧对称，主内沟、侧内沟明显；2—辐射排列类型　隔壁的四分性不显，主内沟不清楚或无；3—外壁表面扇状展开图；C—主隔壁，K—对隔壁；A—侧隔壁，KL—对侧隔壁

在四个部位（两个主部和两个对部），呈两侧对称和羽状排列（图10—33,1）。另一种隔壁发育形式，在成年期隔壁四分特点不显，表现为辐射排列（图10—33,2）。

4）隔壁类型　四射珊瑚隔壁常见有下列几种类型（图10—34）：

细长型　隔壁薄长，常微弯曲，如杯珊瑚（*Cyathophyllum*）。

膨胀型　隔壁全部加厚，彼此密接，如闭珊瑚（*Pycnactis*）。

脊板型　在珊瑚体横切面上有许多横穿隔壁的小板，在纵切面上表现出许多平行排列的脊板切线，与羽栉排列方向一致，这是一种具典型脊板的隔壁（图 10—35）。如：日射脊板珊瑚（*Heliophyllum*）。

之字型　隔壁规则弯曲，呈之字形。

郎士德珊瑚型　隔壁在纵、横切面上被边缘泡沫板切断。如：郎士德珊瑚（*Lonsdaleia*）。

包珊瑚型　隔壁断续生长在横板上，隔壁在垂直方向不连续，仅在近外壁处相连。如：拟包珊瑚（*Amplexoides*）。

穿孔型　隔壁上具有许多穿孔，在横切面上隔壁表现为不连续。如：穿孔珊瑚（*Calostylis*）。

隔壁刺　隔壁为分离的刺状，位于外壁或泡沫板上，隔壁刺仅见于泡沫珊瑚类，如：

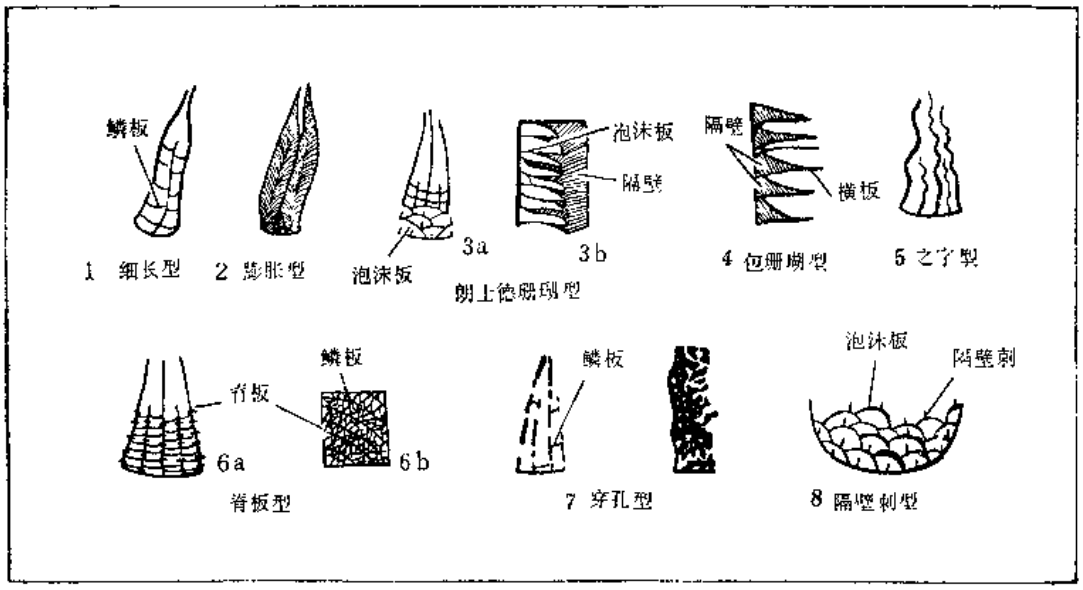


图 10—34　四射珊瑚隔壁类型

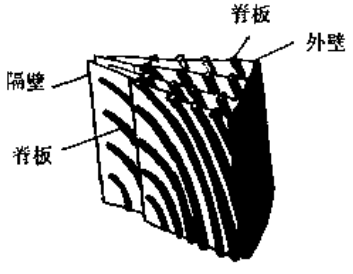


图 10—35　隔壁脊板

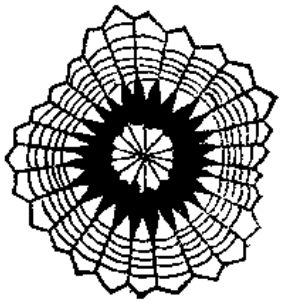


图 10—36　隔壁内墙

泡沫珊瑚（*Cystiphyllum*）。

除以上隔壁类型外，隔壁加厚往往有不同程度和不同部位，因属种而异。在个体发育中，隔壁加厚也有变化。

当隔壁内端膨胀剧烈时，可形成棍棒状隔壁。有的在隔壁边缘加厚密接形成厚结带，如：喇叭珊瑚（*Kodonophyllum*）（图10—43,2）。另外，有些珊瑚的隔壁内端加厚密接，形成隔壁内墙，如：六方珊瑚（*Hexagonaria*）某些种（图10—36）。

5）横板类型　总的可分为完整横板与不完整横板（图10—37）。完整横板自外壁内表横越中心或由鳞板带一侧到另一侧，上下横板，绝少相交。不完整横板一即上下横板有交错，不能直接横越中心到另一侧，或者具有分化情况（图10—37,3）。横板分化一般分为中央横板与边缘斜板。在进化类型中，横板分化为密集上凸的内斜板与较稀疏的边部横板，后者平列、上凸或下凹（图10—38）。

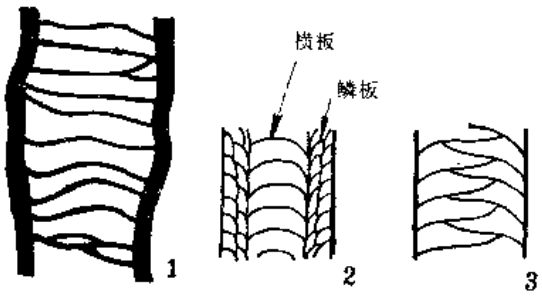


图 10—37　横板类型

1、2—完整横板；3—不完整横板

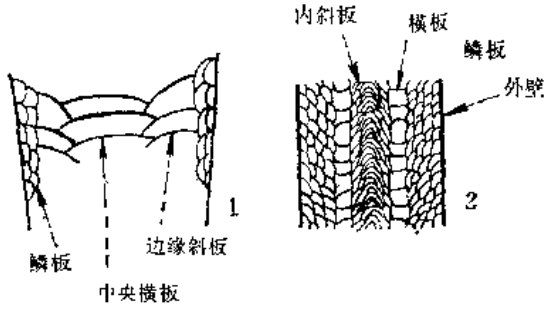


图 10—38　横板分化

1—横板分化为中央横板与边缘斜板；2—横板分化为内斜板与水平横板

6）鳞板、泡沫板及其类型　鳞板出现在隔壁之间，大小规则，呈鱼鳞状上拱的小板，往往在纵向排列成行，相互叠复。泡沫板则是大小不规则的小板，并在个体边缘切断隔壁（图10—39,4），在珊瑚体横切面上表现其凸面朝向中央。另一种泡沫板充满珊瑚体内腔，隔壁不发育或呈刺状（图10—42,4）。鳞板变化较多，常见有三种类型：

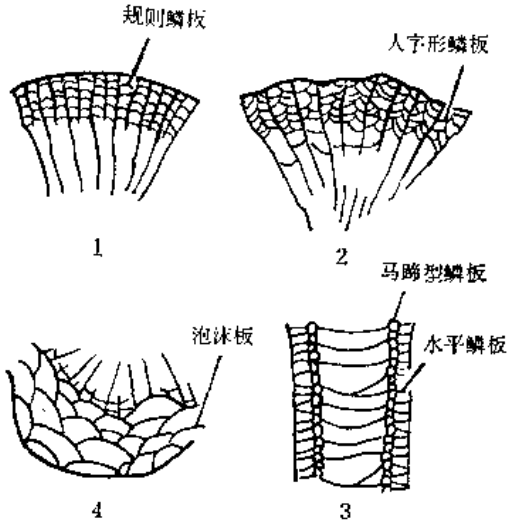


图 10—39　鳞板和泡沫板

1—规则鳞板；2—人字形鳞板；3—马蹄形鳞板；4—泡沫板

（1）规则鳞板　位于隔壁之间，在纵切面上表现为规则上拱的鱼鳞状小板，在横切面上表现为一系列向内曲的半圆形小板（图10—39,1）。

（2）人字形鳞板　位于隔壁之间，排列呈人字形（图10—39,2），它的出现往往与次级隔壁不发育有关。

（3）马蹄形鳞板　为一单列鳞板，垂直叠复，基底水平，拱面朝上，呈马蹄形。在马蹄形鳞板外缘，常有一列水平鳞板（图10—39,3）。

综上所述，横板和鳞板类型较多，在分类鉴定上具有较重要意义。鳞板在个体边缘所占据的部位称为鳞板带；横板在中央所占据的部位称为横板带。鳞板带和横板带两者的宽度，形成相互消长的关系。

7）轴部构造　包括中轴和中柱，中轴由对隔壁在内端膨大形成，横切面一般呈椭圆形，中轴有时与主隔壁或其他长隔壁相连（图10—40,1）。

中柱构造比较复杂，由上凸的内斜板和长隔壁在内端分化出来的辐板共同组成。横切面上表现为蛛网状构造，轮廓为多边形或近圆形（图 10—41）。中央常有一块由对隔壁形成的中板，并且平分中柱，中板长短厚薄有一定变化，辐板数目也因类而异。

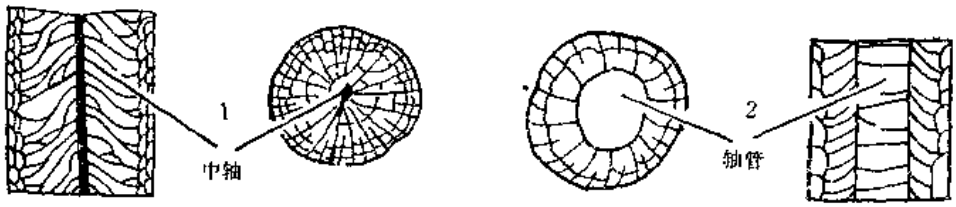


图 10—40　中轴与轴管

1—中轴；2—轴管

总的说来，中柱类型较多，结构一般由简单趋向复杂，随着中柱内所含辐板的增多，中板往往退化或消失，这是石炭纪某些珊瑚的一种演化趋向。

此外，有人将隔壁在内端旋卷形成的轴部旋卷，还有隔壁内端羽状分离所形成的裂片（轴叶）以及隔壁内端向同一方向弯转联接形成的轴管（图 10—40,2），均称为轴部构造。其实都是隔壁内端变化的产物。

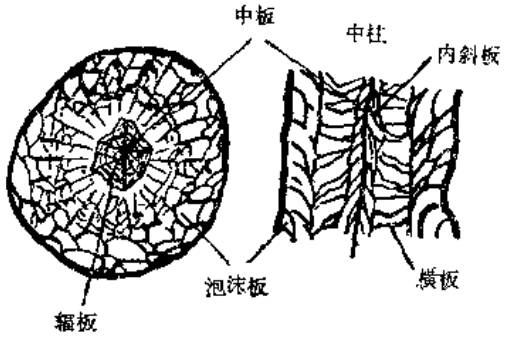


图 10—41　中柱构造

（四）四射珊瑚构造类型及其地史分布

四射珊瑚的骨骼构造变化复杂，可以根据其纵列构造、横列构造和轴部构造组合，从简单到复杂的演变过程，分为三种不同类型，即单带型、双带型和三带型（图 10—42）。此外，还有泡沫型可视为特殊的双带型。这几种构造类型，在四射珊瑚分类、演化上，具

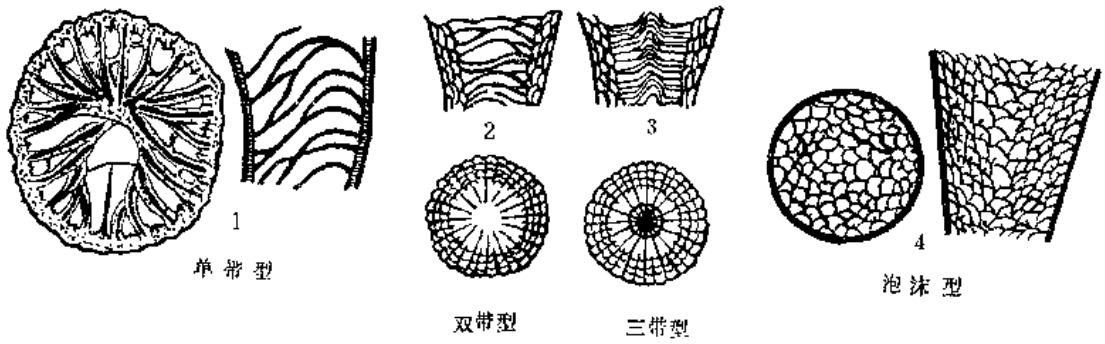


图 10—42　四射珊瑚构造类型

1—单带型；2—双带型；3—三带型；4—泡沫型

有特别重要的意义。

各个带型组合及珊瑚属例列表如下：

带　　型	构　造　组　合	典　型　代　表
单　带　型	除隔壁外，只有横板	*Streptelasma*（扭心珊瑚）
双　带　型	1.横板＋鳞板 2.横板＋泡沫板 3.横板＋中轴	*Kueichouphyllum*（贵州珊瑚） *Endophyllum*（内板珊瑚） *Lophophyllidium*（顶柱珊瑚）
三　带　型	1.横板＋鳞板＋中柱 2.横板＋泡沫板＋中柱 3.横板＋鳞板＋中轴 4.横板＋泡沫板＋中轴	*Dibunophyllum*（栉珊瑚） *Polythecalis*（多壁珊瑚） *Lithostrotion*（石柱珊瑚） *Thysanophyllum*（泡沫柱珊瑚）
泡　沫　型	只有泡沫板，隔壁刺可有可无	*Cystiphyllum*（泡沫珊瑚）

此外，有些原始或特化类型，仅有隔壁，如中、晚奥陶世的 *Lambeophyllum*（郎伯珊瑚），萼内中空，仅有四分羽状排列的隔壁；又如晚奥陶世的 *Sinkiangolasma*（新疆刺隔壁珊瑚），萼内中空，仅有极短的隔壁刺；还有泥盆纪的圆盘状特化类型珊瑚，如*Microcylus*（小盘珊瑚），也只有隔壁而无横板与鳞板等，这些可视作无带型。

各种带型的地史分布如下：

1．单带型　中奥陶世—二叠纪（以奥陶纪、志留纪为主）。

2．双带型　志留纪—二叠纪（以志留纪、泥盆纪为主，国外在晚奥陶世已出现双带型）。

3．三带型　石炭纪—二叠纪（泥盆纪已有个别三带型）。

4．泡沫型　中奥陶世—中泥盆世（以志留纪、泥盆纪为主）。

（五）单体珊瑚生长阶段的划分

一个发育完整的单体珊瑚，从始部的尖端到成熟部分的萼底，可分为幼年期、青年期、成年期（或称壮年期）和老年期（图 10—43）。当详细研究珊瑚的个体发育和种系演化以及正确鉴定某些属种，均须制作代表各生长阶段的横切面，特别是成年期的纵、横切面，才能鉴定。

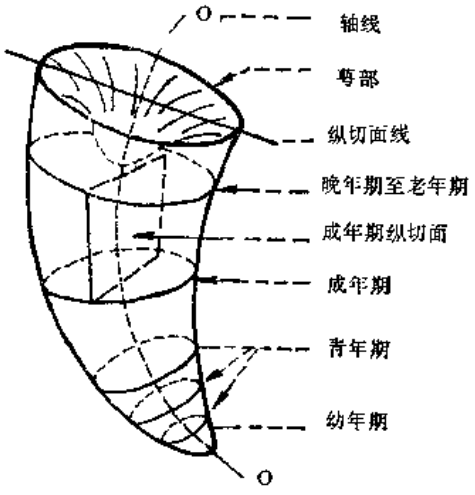


图 10—43　单体珊瑚各生长阶段划分及纵、横切面正确位置

1．幼年期　即是个体发育早期，除有六个原生隔壁外，其他隔壁尚未发生。

2．青年期　个体大小和构造特征还未定型。如*Pycnactis*（闭珊瑚）青年期的主隔壁突出伸长，主内沟不显，至成年期主隔壁变短，主内沟较显著。

3．成年期　个体发育成熟阶段，作为“物种”的特征，均已具备。

4．老年期　在成年期以后至萼部范围，隔壁和其他构造显著萎缩，有时个体直径也有缩小趋势。

如果将一个发育完全，保存完整的单体三带型珊瑚，由始部至成年期作一系列的横切面，可以看到在珊瑚体的尖端只有6个原生隔壁，以后一级隔壁才逐渐增多，其他构造如横板、鳞板、中柱等乃相继出现。即是最早组成单带型，后发育为双带型，最后形成三带型。个体发育特点可以证明四射珊瑚演化是由单带型——→双带型——→三带型。这也是“重演律”在四射珊瑚个体发育中得到验证的实例。

（六）四射珊瑚分类

四射珊瑚分类，目前还不统一，由于各家分类原则分歧较大，有时将四射珊瑚作为一个目，有的把四射珊瑚目提升为亚纲，与六射珊瑚亚纲、横板珊瑚亚纲等并列。现在一般采用希尔（D. Hill, 1956）提出的分类，她把四射珊瑚作为珊瑚纲的一个目，下分三个亚目：扭心珊瑚亚目（Streptelasmatina）、柱珊瑚亚目（Columnariina）、泡沫珊瑚亚目（Cystiphylliina）。这三类划分比较合乎实际和便于掌握。不过，对她的分类级别，各家有不同看法，一般认为四射珊瑚目可提升为亚纲，相应地把以上三个亚目分别提为目。对一般地层古生物工作者，在分类上应着重掌握科、属这一级，而高一级分类单位则人为成分较重。现将她划分的三个亚目列表对比如下：（附表10—1）

各亚目主要区别 **附表 10—1**

亚　目	珊瑚体类型	隔　壁	横　板	边缘带	轴部构造
扭心珊瑚亚目	单体为主，复体较少	多呈羽状排列两侧对称，单体多具内沟	多为穹窿形上凸少数是平坦或下凹	1.边缘厚结带（有的甚宽） 2.规则鳞板带 3.边缘泡沫带	晚期出现中轴或中柱的典型三带型构造
柱珊瑚亚目	复体为主，单体较少	多呈辐射状排列，四分性不显，绝少见到主内沟	1.完整而平坦（多为早期类型） 2.横板呈马鞍状，边缘横板下凹。 3.横板中央凹陷或向下陡倾	1.原始的类型无边缘厚结带 2.进化的类型具窄的厚结带 3.边缘泡沫带 4.边缘鳞板带	晚期代表具有中柱构造
泡沫珊瑚亚目	单体与复体均有	隔壁不连续，为分散的隔壁刺，有的发育隔壁锥。为许多隔壁刺紧密连接形成漏斗状。	1.早期完整而平坦 2.横板带与泡沫带分化不显	1.边缘隔壁厚结带 2.泡沫带	无轴部构造

二十多年来，新的资料不断增加，目前所有四射珊瑚属已达1500个左右。对珊瑚的研究程度也不断提高，因此，对希尔的分类，主要是对某些科、属须要作适当修订和补充。为节省篇幅，不一一列举科名，可参阅乐森琿、吴望始合著的“珊瑚化石”一书（1964年出版），其中分类较全。现将24个重要科特征，附检索表于后（附表10—2）。

另外，四射珊瑚各重要属地史分布，见附表10—3。

前面讲珊瑚纲分类时，已将四射珊瑚列为一个亚纲，为方便起见，本书仍采用四珊瑚亚纲，下分三个目，即扭心珊瑚目、柱珊瑚目和泡沫珊瑚目。

（七）四射珊瑚各目化石代表

1．扭心珊瑚目

Streptelasma Hall, 1847（扭心珊瑚） 单体角锥状或近圆柱状，具窄的边缘厚结带；一级隔壁长，成年期可伸达中心，隔壁内缘分裂成锯齿状，但裂片不多，因此，在横切面上可见松散的轴部构造。横板上凸，无鳞板（图 10—44，1a、1b）。中奥陶世至中志留世，我国西北、华南 O_3 较多。

Kodonophyllum Wedekind, 1972（喇叭珊瑚）

单体或丛状复体，一级隔壁长达中心，略旋转，二级隔壁较长，隔壁均由粗大羽栉组成，在边缘加厚密接形成宽的厚结带。横板上凸，较密集，无鳞板（图 10—44，2a，

四射珊瑚24个主要科的检索表 **附表 10--2**

外形、构造	重要构造			主要特点	科名	分目位置
单体珊瑚	无鳞板与边缘泡沫板	边缘厚结带，主内沟窄或无。具一级、二级隔壁	无中轴与中柱	边缘厚结带有的较宽，隔壁内缘一般呈锯齿状，横板上凸，单体为主，偶见丛状复体	Steptelasmatidae（扭心珊瑚科）O_2—D_2	扭心珊瑚目
		隔壁细薄，长短不一，无内沟		隔壁不连续，在横板面上渐变尖细。	Amplexidae（包珊瑚科）S—P	同上
		隔壁肥厚，彼此密接，可具内沟		隔壁加厚，侧沟密接，在个体发育后期，高级属种可具鳞板	Pycnactidae（闭珊瑚科）O_3—D	同上
		具马鞍型内墙，内沟显著		对级隔壁内端连接形成马蹄型内墙，主内沟明显	Hapsiphyllidae（表珊瑚科）C_1—P_1	同上
		有主内沟，两侧对称。隔壁内端一般有加厚		六个原生隔壁或四个原生隔壁较长，而内端加厚呈棍棒状	Polycoelidae（多腔珊瑚科）D—P	同上
			有中轴	中轴为对隔壁内端膨大形成，横板上凸	Lophophyllidiidae（顶柱珊瑚科）C—P	同上
	具鳞板或边缘泡沫板		无中轴与中柱	主部隔壁内端加厚明显，主内沟显著，边缘具鳞板或泡沫板	Caninidae（犬齿珊瑚科）C—P	同上
单体或偶见复体				一般为大型单体，偶见复体，隔壁多长达中心，主内沟窄长，具鳞板，横板上凸，呈泡沫状	Palaeosmilidae（古剑蝴珊科）C_1	同上
单体或复体		隔壁辐射排列，无内沟		长隔壁伸达中心或扭曲，隔壁辐射对称，具鳞板或边缘泡沫板，横板下凹	Acanthophyllidae（针珊瑚科）S—D	柱珊瑚目
				隔壁一般两侧对称，二级隔壁常断续出现，具边缘泡沫带，横板下凹。	Stringophyllidae（绳珊瑚科）D_1—D_2	同上
				隔壁辐射对称，常具脊板。隔壁有不同程度加厚，横板完整或分化为轴部与边部，有鳞板。	Disphyllidae（分珊瑚科）S—D	扭心珊瑚目
				复体为主，边缘泡沫板大，有厚结带，横板分化，轴部横板常呈马鞍状	Endophyllidae（内珊瑚科）S—D	柱珊瑚目

续表

外形＼构造	重要构造			主要特点	科名	分目位置
单体	具鳞板偶见泡沫板	内沟显著或不显	板状中轴	具板状中轴，成年期往往变薄，横板上凸，有时分化出内斜板，三带型，具鳞板	Lophophyllidae（顶饰珊瑚科）C	扭心珊瑚目
单体偶有复体			中柱	中柱典型，纵切面三带型分化清楚，主内沟明显，一般为鳞板（人字形）	Aulophyllidae（柱管珊瑚科）C—P	同上
			无轴部构造	具典型脊板，主内沟明显或不清楚，有鳞板，横板上凸	Zaphrentidae（脊板内沟珊瑚科）D	同上
复体	鳞板可有可无	无内沟		丛状或块状复体，隔壁薄长，群体为分裂或分芽繁殖、横板中部上凸、高级属种具有1—2列鳞板	Stauriidae（十字珊瑚科）或 Columnariidae（柱珊瑚科）O_2—C_1	柱珊瑚目
	具鳞板			复体为主，少数为单体，边缘或鳞板带和横板带之间有一列马蹄状鳞板	Phillipsastraeidae（菲力浦星珊瑚科）D	扭心珊瑚目
			中轴（有时缺失）	丛状或块状复体，对隔壁形成中轴（有的缺失），具鳞板或泡沫板，横板上凸。有的发育轴管。	Lithostrotionidae（石柱珊瑚科）C—P	同上
	边缘泡沫板		中柱典型	丛状或块状，中柱典型蛛网状，具边缘泡沫板、横板下凹或水平。	Lonsdaleiidae（郎士德珊瑚科）C—P	柱珊瑚目
	鳞板			丛状或块状，中柱典型或退化，具鳞板、横板一般向下倾斜甚陡有的具三级或三级以上隔壁	Waagenophyllidae（卫根珊瑚科）P	同上
泡沫型珊瑚（单体或复体）	无泡沫板	横板不明显	具隔壁刺或隔壁脊	单体，或偶见复体，隔壁刺或具隔壁脊（在边部发育），横板一般为平列状，泡沫板常不发育	Tryplasmatidae（刺隔壁珊瑚科）O—D	泡沫珊瑚目
	具泡沫板			隔壁刺、泡沫板发育，隔壁刺分布规则或不规则，横板有时分化	Cystiphyllidae（泡沫珊瑚科）S—D	同上
				珊瑚体拖鞋状或方锥状，泡沫板发育或不发育	Calceolidae（拖鞋珊瑚科）S—D	同上
			隔壁锥	单体、大型或中等，泡沫板发育，典型代表具明显的“隔壁锥”，有的具“假片状”隔壁	Digonophyllidae（壁锥珊瑚科）D	同上

2b）。晚奥陶世至中志留世。

Amplexoides Wang, 1947（拟包珊瑚） 单体圆柱状或尖锥状，一级隔壁细长，由层状组织组成，断续生于横板上呈低脊状，仅在外壁处上下隔壁相连；因此在横切面上隔壁长短视切片位置而定。二级隔壁常不发育或很短，横板完整或不完整，分布较密（图10—44，3a，3b）。志留纪，中国。

Kyphophyllum Wedekind, 1927（曲壁珊瑚） 单体，边缘泡沫带为大小和形状不规则的泡沫板组成，某些泡沫板上还有隔壁脊突；一级隔壁伸达轴部，微弯曲；二级隔壁

四射珊瑚各主要属地史分布表 **附表 10—3**

类别	带型	属名	奥陶纪 中	奥陶纪 晚	志留纪 早	志留纪 中	志留纪 晚	泥盆纪 早	泥盆纪 中	泥盆纪 晚	石炭纪 早	石炭纪 中	石炭纪 晚	二叠纪 早	二叠纪 晚
扭心珊瑚目	单带型	*Streptelasma*（扭心珊瑚）													
		Kodonophyllum（喇叭珊瑚）													
		Amplexoides（拟包珊瑚）													
		Tachylasma（速壁珊瑚）													
	双带型	*Heliophyllam*（日射脊板珊瑚）													
		Temnophyllum（切珊瑚）													
		Hexagonaria（六方珊瑚）													
		Billingsastraea（毕灵星珊瑚）													
		Phillipsastraea（菲力浦星珊瑚）													
		Cystophrentis（泡沫内沟珊瑚）													
		Pseudouralinia（假乌拉珊瑚）													
		Canimia（犬齿珊瑚）													
		Bothrophyllum（沟珊瑚）													
		Kuetchouphyllum（贵州珊瑚）													
		Lophophyllidium（顶柱珊瑚）													
	三带型	*Dibunophyllum*（棚珊瑚）													
		Yuanophyllum（袁氏珊瑚）													
		Lithostrotion（石柱珊瑚）													
		Thysanophyllum（泡沫柱珊瑚）													
柱珊瑚目	单带型	*Favistella*（蜂房星珊瑚）													
		Stauria（十字珊瑚）													
	双带型	*Endophyllum*（内板珊瑚）													
		Acanthophyllum（针珊瑚）													
	三带型	*Lonsdaleia*（郎士德珊瑚）													
		Wentzellophyllum（似文采尔珊瑚）													
		Polythecalis（多壁珊瑚）													
		Ipciphyllum（伊波雪珊瑚）													
		Liangshanophyllum（梁山珊瑚）													
泡沫珊瑚目	泡沫型	*Tryplarma*（刺隔壁珊瑚）													
		Cystiphyllum（泡沫珊瑚）													
		Holmophyllum（侯尔孟珊瑚）													
		Rhizophyllum（根珊瑚）													
		Calceola（拖鞋珊瑚）													
		Wedekindophyllum（卫德肯珊瑚）													

短，不连续；横板带宽，横板多呈马鞍状，轴部下凹，边缘反曲（图10—44，6a，6b）。志志纪。

Mucophyllum Etheridge, 1984（菌珊瑚） 单体，宽喇叭状；具宽阔的萼缘，一级隔壁和二级隔壁几乎等长，显著加厚密接，组成边缘厚结带。隔壁由复羽栉组成。横板完整而稀疏，无鳞板（图10—44，7a，7b）。中—晚志留世。

Tachylasma Grabau, 1922（速壁珊瑚） 小型阔锥状单体，隔壁作四分羽状排列，对部发育甚速，因此隔壁数较主部多。二个侧隔壁和二个对侧隔壁在内端特别加厚，形成棍棒状。主隔壁萎缩，主内沟明显。二级隔壁短，横板上凸，无鳞板（图9—48，2a，2b）。石炭纪至二叠纪。

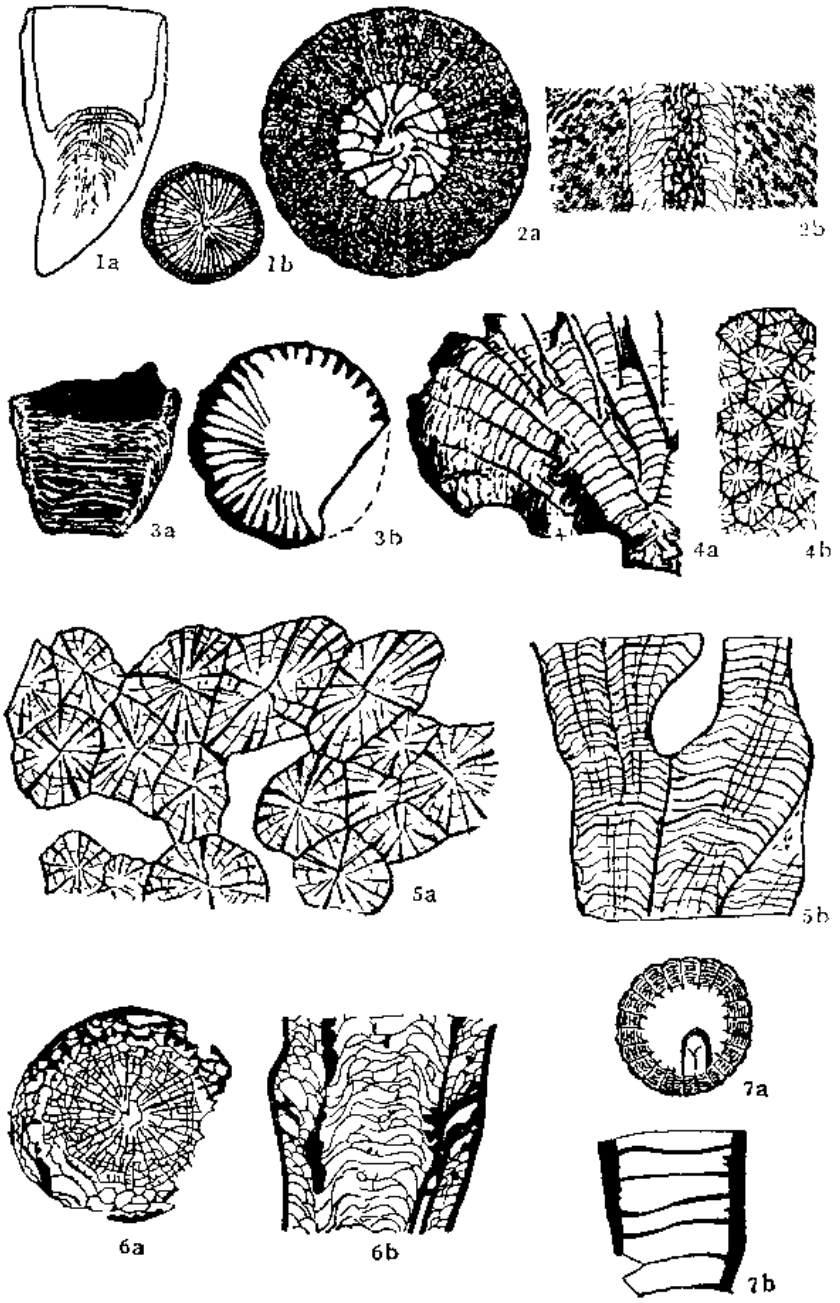


图 10—44 奥陶纪、志留纪四射珊瑚

1a, 1b—*Streptelasma coniculum* Roemer, ×1, O_2—O_3; 2a, 2b—*Kodonophyllum truncatum* (Linnc') ×2, S_2; 3a, 3b—*Amplexoides appendiculatus* (I.indetrōm) ×1.5, S_1—S_2; 4a, 4b—*Favistella alveolata* (Goldf.) ×1.5; O_2; 5a, 5b—*Stauria prolifera* Yin, ×3, S_1—S_2; 6a, 6b—*Kyphohyllum lindstrōmi* Wedekind, ×2, S_2; 7a, 7b—*Mucophyllum infundibula* (yabe et Eguchi) ×1, S_3

Heliophyllum Hall, 1846（日射脊板珊瑚） 大型单体，有时为松散的丛状复体，单体多为圆柱形，一级隔壁薄长，少数可在中心扭曲，二级隔壁长度为一级隔壁的1/2。具典型的脊板，在横切面上呈横靶状，位于隔壁两侧对称排列，鳞板带宽，横板不完整，多上拱（图10—45，2a、2b）。早至中泥盆世，美洲；近年来在我国早泥盆世地层也找到。

Temnophyllum Walther, 1928（切珊瑚） 小型角锥状单体，在鳞板带内隔壁强烈加厚融联，形成宽的边缘厚结带。鳞板小，规则。横板分化为轴部与边部横板，轴部横板上凸或下凹，边部横板多呈泡沫状（图10—45，6a，6b）。早至晚泥盆世。

Hexagonaria Gürich, 1896（六方珊瑚） 多角状复体，隔壁常不达中心，隔壁薄或轻微加厚，脊板不发育。二级隔壁长短不定，鳞板规则或呈人字形。横板常分化为轴部与边部，轴部横板近平或微上凸（图10—45，5a，5b）。本属一般特征与*Disphyllum*（分珊瑚）很相似，但后者为丛状复体。中至晚泥盆世。

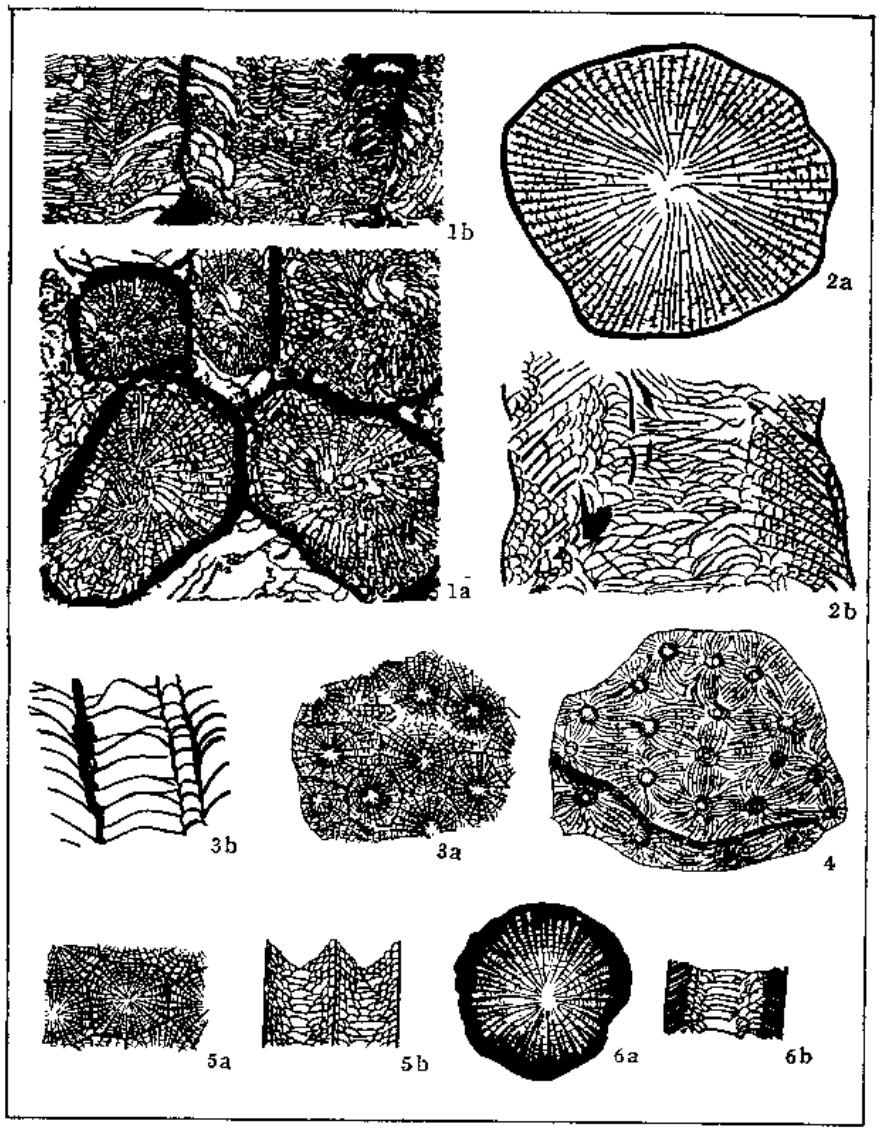


图 10—45 泥盆纪四射珊瑚

1a,1b—*Endophyllum abditum* Edwards et Haime ×1，D_2；2a，2b—*Heliophyllum* ×1.6；3a,3b—*Phillipsastraea henahi* (Lonsdale)，3a. 横切面×2，3b. 纵切面×4；4—*Billingsastraea*×0.4；5a,5b—*Hexagonaria*×1；6a，6b—*Temnophyllum*×1

Billingsastraea Grabau, 1917（毕灵星珊瑚） 互通状复体，隔壁薄，有的可具脊板。鳞板半圆形，鳞板带与横板带之间无“马蹄形鳞板”，这是与菲力蒲星珊瑚”的主要区别（图 10—45,4）。泥盆纪。

Phillipsastraea d'orbigny, 1849（菲力蒲星珊瑚） 块状复体，个体间外壁全部或局部消失。隔壁在鳞板带内缘强烈加厚可形成隔壁内墙。典型的种在鳞板带和横板带之间产生一列马蹄形鳞板（图 10—45，3a、3b）。中泥盆世至晚泥盆世。

Cystophrentis Yü, 1931（泡沫内沟珊瑚） 单体，小型至中等大小的弯锥状。青年期隔壁呈四分羽状排列，均强烈加厚。成年期隔壁外端变薄，并被边缘泡沫板所切断，对部隔壁细长，主部隔壁甚短且显著加厚。具明显的主内沟。横板带与泡沫带的界限不分明，横板呈泡沫状（图 10—46，1a，1b，1c）。早石炭世早期，中国、苏联。

注：泡沫内沟珊瑚的隔壁生长部位特殊，隔壁发生除在主内沟及两个侧内沟处外，还在对隔壁的两侧发生一级隔壁。因此，有的学者将其从四射珊瑚目中分出，列入中珊瑚目（Mesocorallia Yü 1962）。

Pseudouralinia Yü, 1931（假乌拉珊瑚） 单体，大型或中等大小，弯锥状至圆柱状。具边缘泡沫带，在对部先发育泡沫板，个体边缘有 1—3 列小泡沫板。对部隔壁薄长，

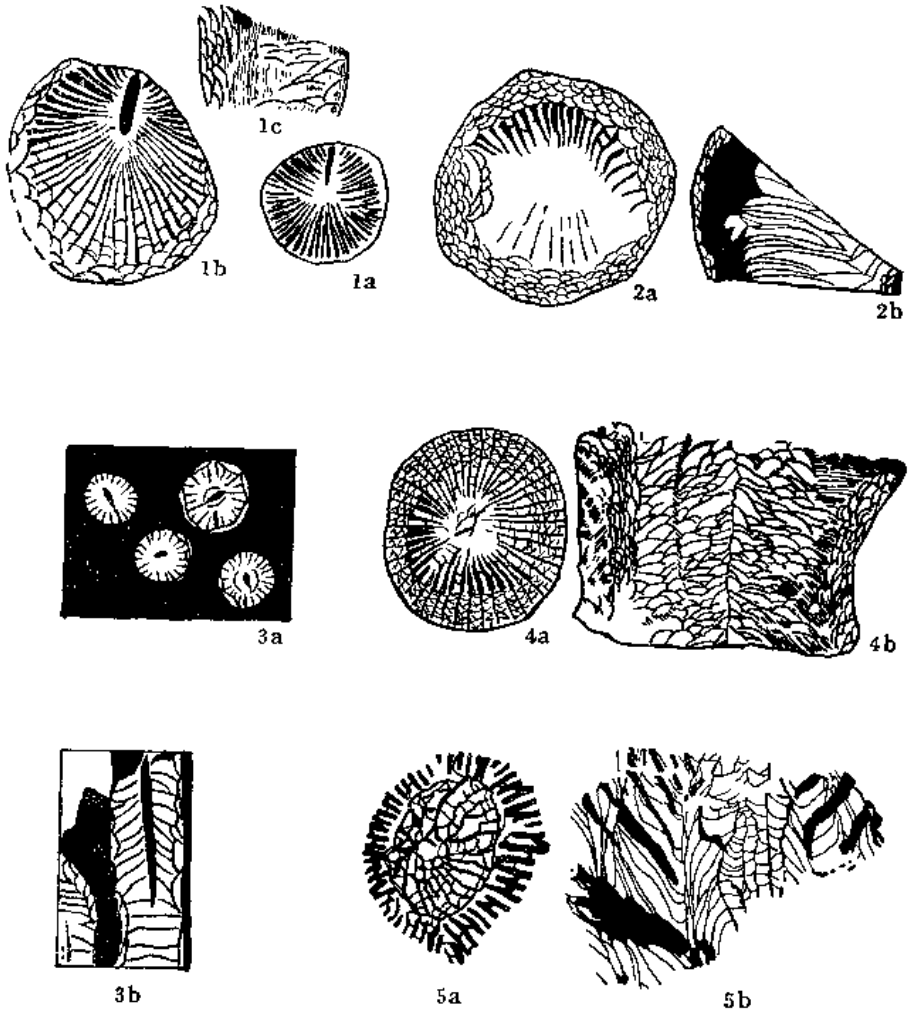


图 10—46 早石炭世珊瑚

1a—1c—*Cystophrentis* × 3；2a，2b—*Pseudouralinia* × 1；3a，3b—*Thysanophyllum* × 1；4a，4b—*Yuanophyllum*，4a. 横切面 × 1，4b. 纵切面 × 1.5；5a，5b—Gangamophyllum × 1.5

常超过中心；主部隔壁显著增厚。在青年期后期还具明显的主内沟。横板较完整，轻微上凸（图 10—46，2a，2b）。早石炭世，中国、苏联。

Thysanophyllum Nicholson et Thomson, 1876，（泡沫柱珊瑚） 丛状或多角状复体，有边缘泡沫带，泡沫板较大，1—2排。中轴不稳定，当其不发育时，横板变为水平；具中轴时，横板面向上拱（图 10—46，3a，3b）。早石炭世，欧、亚大陆。

Yuanophyllum Yü, 1931（袁氏珊瑚） 单体，弯的锥柱状，青年期中轴粗壮，至成年期中轴变薄而弯曲，仍与对隔壁相连。一级隔壁长达中心，二级隔壁很短。鳞板小，在横切面上常呈人字形。主内沟后期显著，主部隔壁内端加厚明显。横板短小，面向上拱（图10—46，4a，4b）。早石炭世晚期，中国、日本。

Caninia Michelin, 1840（犬齿珊瑚） 单体弯锥状，早期隔壁长达中心，成年期隔壁变短，隔壁在主部的横板带内加厚显著，主内沟深而开阔。二级隔壁短，鳞板带宽度不定，鳞板常呈人字形。横板完整，近水平状，边部下倾（图 10—47，4a，4b）。石炭纪，世界各地。

Bothrophyllum Trautscholh, 1879（沟珊瑚） 单体，中等或大型的锥柱状，成年期隔壁仍多伸达中心，少数一级隔壁的末端常与对隔壁在轴部会集，形成不显著和不稳定的中轴。主内沟较明显，二级隔壁长短不定，鳞板呈半圆形或人字形。横板短小，向轴部上凸（图 10—47,3）。石炭纪。

Kueichouphyllum Yü, 1931（贵州珊瑚） 单体，弯锥柱状。一级隔壁数多，长达中心。二级隔壁也较长，鳞板带宽，在横切面上呈半圆形。主内沟清楚，窄长。横板短小，呈泡沫状，向轴部升起（图 10—47,5）。早石炭世晚期，中国、日本。

Lithostrotion Fleming, 1828（石柱珊瑚） 复体多角状或丛状，隔壁较长，具明显的中轴。横板呈帐篷状，有的在横板带的边缘部分具水平的小横板。鳞板带一般较宽。鳞板小型（图10—47，2a，2b）。早至中石炭世，世界广布。

Dibunophyllum Thomson et Nicholson, 1876（棚珊瑚） 单体，锥柱状，三带型珊瑚，中柱大而对称，被一长面显著的中板所平分，中板两侧各有辐板 4—8 条。二级隔壁短，鳞板常为人字形或半圆形。主内沟发育，纵切面三带型划分清楚，横板上凸或近平（图 10—47，1a，1b）。石炭纪，世界各地。

Gangamophyllum Gorsky, 1938（圆舌珊瑚） 单体，阔锥状或圆柱状，中柱大；略占直径的 1/3；辐板常沿同一方向旋转或扭结成网眼状，不具中板。隔壁在横板带内加厚，外端常消失在泡沫带中；主内沟有时显著。纵切面上横板完整或不完整呈泡沫状，向中心倾斜或平列，内斜板稀疏上拱，边缘泡沫板较大（图 10—46，5a，5b）。早石炭世，中国、苏联。

Lophophyllidium Grabau, 1928（顶柱珊瑚） 单体小型圆柱状，一级隔壁长，末端常加厚，有时融连。对隔壁伸至中心，末端膨大形成坚实中轴；二级隔壁短，横板上凸，无鳞板（图 10—48.3）。石炭纪至二叠纪，我国常在二叠纪地层中见到。注意：*Lophophyllidium* 与晚石炭世的 *Lophocarinophyllum*（脊板顶柱珊瑚）的主要区别在于：后者的隔壁两侧具不规则的倒钩状脊板。

2．柱珊瑚目

Favistella Dana, 1846（蜂房星珊瑚） 复体多角柱状，无边缘厚结带。一级隔壁

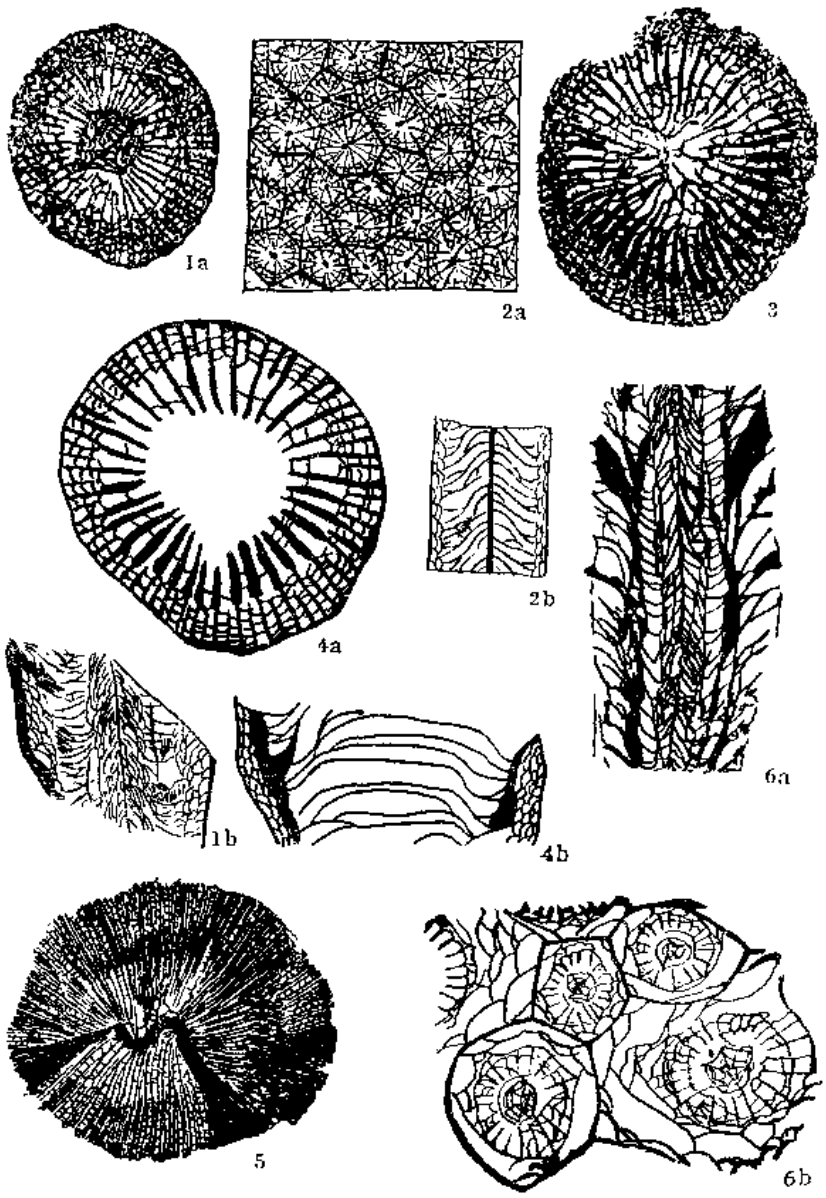


图 10—47　石灰纪珊瑚

1a,1b—*Dibunophyllum*×1.5；2a，2b—*Lithostrotion*，2a.横切面×2，2b.纵切面×3；3—*Bothrophyllum*×1；4a，4b—*Caninia*×2；5—*Kueichouphyllum*×0.8；6a，6b—*Lonsdaleia*×2

长，几达中心，二级隔壁甚短，无鳞板。横板完整，边缘向下倾（图 10—44，4a，4b）。中至晚奥陶世。

Stauria Edwards et Haime, 1850（十字珊瑚）　丛块状复体，特征与 *Favistella* 相似，但为四分裂繁殖，有四个一级隔壁在轴心相交成十字形，将母体分为四个芽体。边缘具稀少的不连续的鳞板。横板大多完整，中央上凸，边缘下凹（图 10—44，5a，5b）。志留纪，欧洲；我国早至中志留世。

Endophyllum Edwards et Haime, 1851（内板珊瑚）　复体丛状或块状（多角状或互嵌状），个体大，具宽的边缘厚结带，隔壁为边缘泡沫板所切断。一级隔壁长达中心，常在内端旋卷。中央横板大多完整，呈马鞍状，边缘横板较密，下凹(图 10—45，1a，1b)。

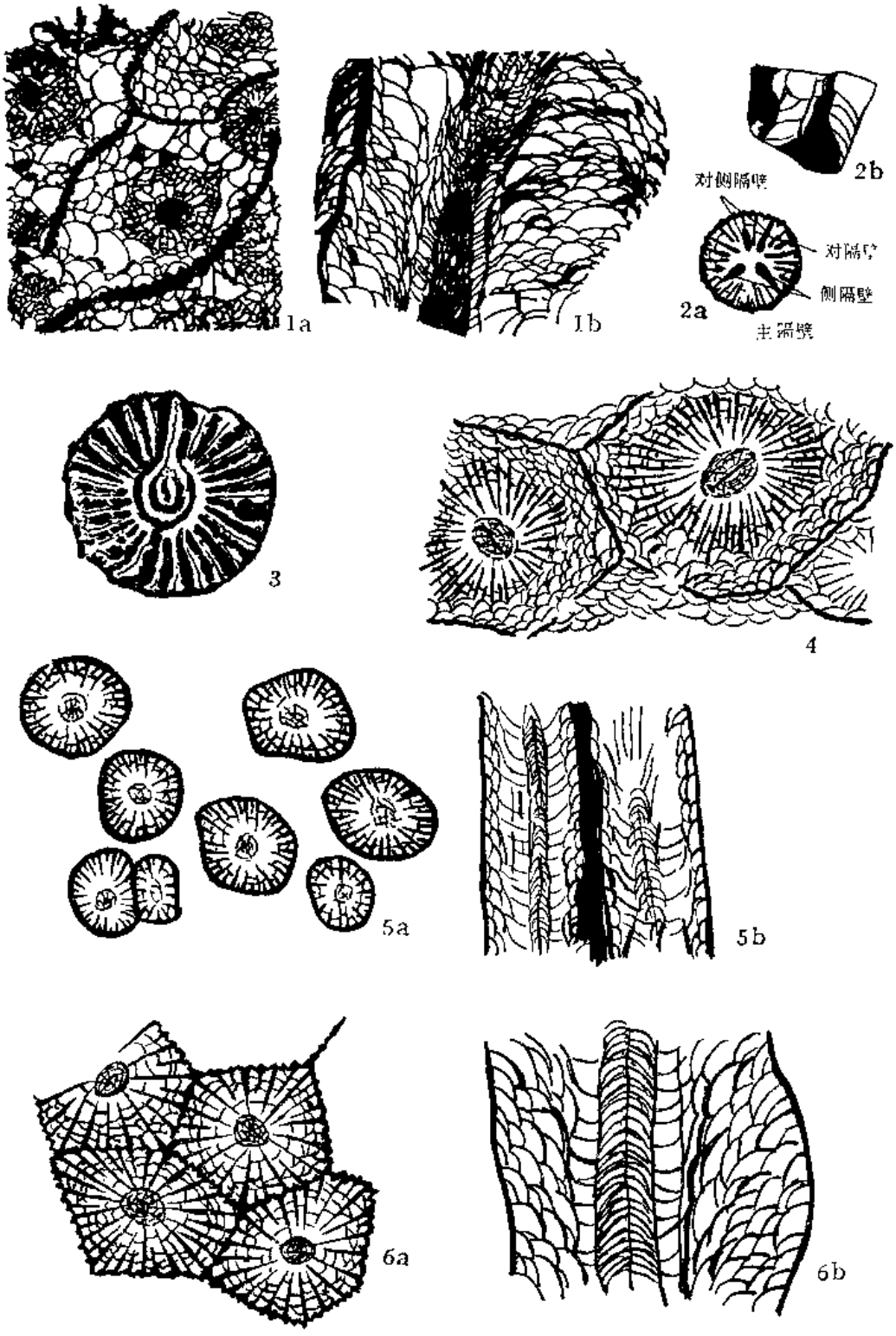


图 10—48　二叠纪珊瑚

1a—1b—*Polythecalis yangtzeensis* Huang×2.8，P_1；2a—2b—*Tachylasma*，2a. *T. cha* Grabou×1；2b. *T. magnum hexaseptatum* Huang，纵切面×1；3—*Lophophyllidium* 横切面×3；4—*Wentzellophyllum* 横切面×2；5a—5b—*Liangshanophyllum* 横切面与纵切面×3；6a—6b—*Ipciphyllum*，6a. 横切面×2.5，6b个体纵切面×4.5

中泥盆世。

Lonsdalieia M'coy, 1849（郎士德珊瑚） 复体丛状或多角状，具边缘泡沫板，隔壁不达外壁，泡沫板大小较一致。三带型珊瑚，具蛛网状中柱，中柱由中板、少数辐板和圆锥状内斜板组成。横板完整，近水平或稍下凹（图 10—47，6a，6b）。石炭纪，世界各地；我国早石炭世。

Wentzellophyllum Hudson, 1958（似文采尔珊瑚） 块状复体，个体呈多角状，外壁可局部消失，具蛛网状中柱。边缘泡沫带宽，泡沫板较小而数目多，其上常见隔壁脊突（septal crests）。横板多向下倾斜，它与鳞板带界线不明显（图 10—48，4）。晚石炭世至早二叠世。

Polythecalis Yabe et Hayasaka, 1916（多壁珊瑚） 块状复体，个体多为不规则的多角状，外壁常消失。具边缘泡沫带，泡沫带内缘与隔壁相接处有明显的“内墙”，为隔壁加厚形成。中柱典型，边缘泡沫板凸度大，横板向中心下倾（图 10—48，1a，1b）。早二叠世，亚洲，我国华南。

注意：*Polythecalis* 与 *Wentzellophyllum* 的主要区别，1.前者泡沫板凸度大，在横切面上略呈球形，后者泡沫板密多，凸度较小。2.前者泡沫板上的隔壁脊突甚少或无，后者较多。

Ipciphyllum Hudson, 1958（伊泼雪珊瑚） 复体多角状，外壁完整，具规则鳞板，有时局部发育泡沫板。隔壁只有一级和二级，一级隔壁伸达中心。中柱由薄中板、辐板和内斜板组成。横板带分为两种形态，靠近鳞板带的横板窄而陡倾；近轴部的横板呈水平或向中心倾斜（图 10—48，6a，6b）。早二叠世，亚洲、非洲。

Liangshanophyllum Tseng, 1949（梁山珊瑚） 复体丛状，个体圆柱形，具窄的边缘厚结带。中柱细小，由中板、辐板和内斜板组成。鳞板带窄，仅有 1—2 列鳞板。横板带较宽，横板近水平或下凹（图 10—48，5a，5b）。二叠纪，中国。

注意：*Liangshanophyllum* 与 *Waagenophyllum*（卫根珊瑚） 的区别在于前者中柱小而简单，横板常呈水平状；而卫根珊瑚的横板为泡沫状，向中心陡倾。

Iranophyllum Dougles, 1936（伊朗珊瑚）单体，隔壁多，具三级隔壁；中柱微呈棚珊瑚型，中板细长，辐板规则，内斜板较密集。鳞板带宽，鳞板常为同心状；横板平缓，微向轴部倾斜（图 10—49）。早二叠世，亚洲，近年来在我国滇、黔及西藏地区找到。

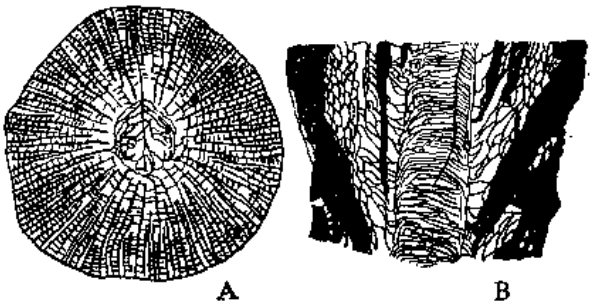


图 10—49 *Iranophyllum splendens* Douglas
×2，A—横切面，B—纵切面

3．泡沫珊瑚目

Tryplasma Lonsdale, 1845（刺隔壁珊瑚） 一般为角锥状单体，常有“回春现象”，偶见笙状复体。隔壁呈刺状或短脊状，位于外壁或横板上。具边缘厚结带，横板大多完整，稀疏。无泡沫板（图 10—50，1a，1b）。中奥陶世至中泥盆世，欧、亚、澳洲，北美；我国主要见于志留纪。

Cystiphyllum Lonsdale, 1839（泡沫珊瑚） 单体弯锥状或圆柱状，具许多短的隔壁

刺，发育于泡沫板上，分布不规则。横板带与泡沫带界线不清楚。横板多向下倾（图10—50，2a，2b）。志留纪

Holmophyllum Wedekind, 1927（候尔孟珊瑚） 单体，一般特征与泡沫珊瑚相似，但具不连续的粗条状隔壁刺为复羽榍组成；在横切面上排列规则，有时长短相间。泡沫带与横板带分界较清楚，横板大多完整，平坦或下凹（图 10—50,3）。志留纪，澳、欧、亚洲，我国早至中志留世。

Calceola Lamarck, 1799（拖鞋珊瑚） 单体，拖鞋状，萼深，萼部横切面半圆形，具半圆形萼盖，隔壁为短脊状，对隔壁较突出，位于平坦面中央。除少数种外，一般未见泡沫板（图 10—50,5）。早至中泥盆世。

Rhizophyllum Lindström, 1886（根珊瑚） 单体，拖鞋状，平坦面常具根状凸起，作附着生长之用。隔壁短脊状，一般仅限于平坦面内缘。泡沫板发育（图 10—50，4a，4b）。早志留世至中泥盆世。

本属与拖鞋珊瑚区别，在于前者萼较浅，萼缘厚而钝，而拖鞋珊瑚的萼缘尖锐，萼深，此外，根珊瑚的泡沫板很发育。

Wedekindophyllum Stumm, 1949（卫德肯珊瑚） 单体，大型或中等大小，角锥状

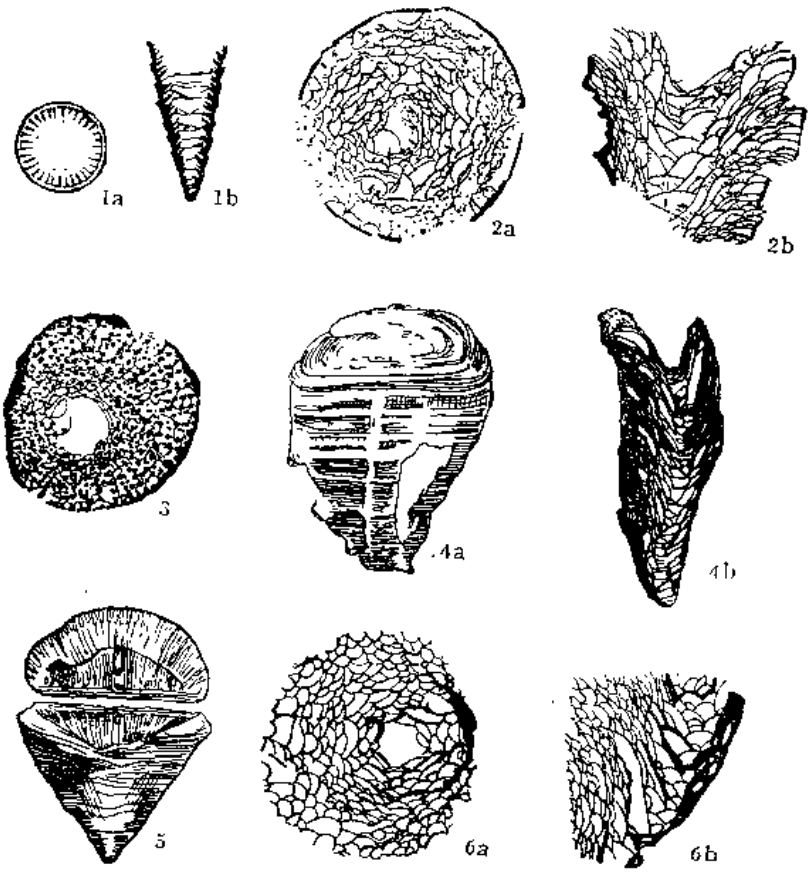


图 10—50 志留纪、泥盆纪泡沫型珊瑚

1a—1b—*Tryplasma sp.* ×1，S_1；2a—2b—*Cystiphyllum siluriense* Lonsdale×1.4，S_1—S_2；3—*Holmophyllum holmi* Wedekind 横切面×2；S_2；4a—4b—*Rhizophyllum gotlandica* (Roemer)，4a.外形 b.纵切面×1；S_2；5—*Calceola*（外形具萼盖）×1，D_1—D_2；6a—6b—*Wedekindophyllum marginatum* (Wedekind)×1，D_2

至圆柱状。隔壁锥明显增厚，由隔壁刺阶段性的紧密排列而成。隔壁锥间距不等，在纵切面表现为互相重叠的漏斗状，锥顶向下；在横切面隔壁锥类似同心状排列。在成年期隔壁锥偏向珊瑚体一侧（图 10—50，6a，6b）。中泥盆世，欧、亚、北美。

（八）演化趋向及地质历程

总的说来四射珊瑚有三个演化趋向比较明显。

1．内部构造的复杂化　由单带型至双带型再至三带型，这是一个普遍而重要的演化线索。但不是所有的四射珊瑚都发展到三带型的高级阶段。

2．外形的变化　一般由单体到复体，由丛状到块状，但某些类别在一定条件下，可以向相反方向转化，即由复体到单体，块状到丛状。而在块状复体中又普遍存在这种演化趋向，即由外壁完整到外壁局部消失再变为全部消失。例如：

Lonsdaleia（郎士德珊瑚）→*Wentzellophyllum*（似文采尔珊瑚）→
（外壁完整）　　（外壁局部消失）

Polythecalis（多壁珊瑚）→*Chusenophyllum*（朱森珊瑚）
（外壁消失较多）　　（外壁全部消失）

3．骨骼微细构造的复杂化　一般由层状组织演化到羽状组织。在羽状组织中，由简单的羽栉演化出复杂的羽栉，羽栉的排列也由简单趋向复杂化。而隔壁的羽层状组织，一般在石炭纪才开始出现。

四射珊瑚可靠记录是从中奥陶世开始出现至二叠纪末期绝灭。最古老代表发现于中奥陶世的早期，三个目差不多同时出现，扭心珊瑚类以 *Lambeophyllum* 为代表，柱珊瑚类以 *Favistella* 为代表，泡沫珊瑚类以 *Tryplasma* 为代表。关于四射珊瑚起源尚无一致意见，一般认为三个目分别起源于横板珊瑚。

四射珊瑚地史分布，总的可分四个繁盛时期，也即四个演化高潮。结合我国四射珊瑚动物群分布特点概述如下：

1．晚奥陶世—中志留世　四射珊瑚演化迅速，大量造礁，形成第一次演化高潮。我国在这地史时期的珊瑚动物群，主要是扭心珊瑚类的 *Streptelasma*, *Brachyelasma*（短板珊瑚），*Pycnactis*（闭珊瑚）等较发育；柱珊瑚类以 *Favistella*（中至晚奥陶世）、*Palaeophyllum*（古珊瑚）（中奥陶世至早志留世），*Stauria*（早至中志留世）等最常见。泡沫类珊瑚在中、晚奥陶世发现较少，至志留纪时，以 *Tryplasma*, *Cystiphyllum*, *Rhizophyllum* 等甚为发育。

2．早泥盆世晚期—中泥盆世　出现更为丰富的类型，形成四射珊瑚发育的第二个高潮。我国华南早泥盆世珊瑚主要是单体单带型和泡沫型珊瑚，如 *Heterophrentis*（异内沟珊瑚），*Calceola* 等。至中泥盆世双带型复体和单体种类繁多，扭心珊瑚类以 *Cyathophyllum* *Disphyllum*（分珊瑚），*Hexagonaria*、*Temnophyllum* 等很常见。柱珊瑚类以 *Endophyllum*，泡沫珊瑚类以 *Wedekindophyllum* 等发育。到了晚泥盆世，四射珊瑚大见衰退。但也有些常见类型，如 *Billingsastraea*, *Phillipsastraea*, *Pseudozaphrentis*（假内沟珊瑚）等。

3．早石炭世　出现许多新类型，形成四射珊瑚发展的第三个高潮。出现典型的三带型珊瑚。早石炭世大型单体双带型珊瑚很发育，如 *Pseudouralinia*, *Kueichouphyllum*。单体三带型珊瑚常见有 *Dibunophyllum*, *Arachnolasma*（似棚珊瑚）、*Neoclisiophyllum*,

Yuanophyllum 等，复体三带型以 *Lithostrotion*, *Lonsdaleia*, *Aulina*（轴管珊瑚）等最常见。中石炭到晚石炭世珊瑚类型不多，常见代表有 *Caninia*、*Bothrophyllum* *Arachnastraea*（蛛网星珊瑚）等。石炭纪珊瑚特点，尤其是早石炭世的单体珊瑚，往往具有明显的主内沟，主部隔壁内端一般加厚显著，三带型珊瑚很发育，各种类型很多，中柱构造复杂和多样化。

4．早二叠世　石炭纪的许多科、属已经绝灭，有的继续发展，也出现一些新类型，形成珊瑚发展史上第四个高潮；但远不及前两次高潮，以三带型复体的郎士德珊瑚科最为发育。重要代表有*Wentzellophyllum*, *Polythecalis*, *Liangshanophyllum*、*Iranophyllum* 等，许多属发育有三级隔壁。单体珊瑚以 *Tachylasma*, *Lophophyllidium* 最常见。到晚二叠世四射珊瑚渐趋绝灭，仅残留少数代表，在骨骼构造上常有特化现象。

七、异珊瑚类(Heterocorallid)

（一）一般特点及分类

异珊瑚是一类个体很小呈细长柱的珊瑚，均为单体，个体直径从 0.3 毫米至 2 厘米。其出现时代自泥盆世晚期至中石炭世早期，但广泛见于早石炭世晚期（维宪期）。这类化石近年来在我国西南，西北、中南、东北地区的早石炭世地层中均有发现，在地层划分对比上具有一定意义。

异珊瑚的构造很简单，只有隔壁和横板，无外壁和鳞板等，但具有边缘灰质加厚带。隔壁不分级，内端与相邻隔壁相交，从不游离，隔壁数有 5 个、6 个、或 6 个以上。隔壁外端常凸出于灰质壁外形成脊、瘤或伸长成刺（图10—51,3,4）。刺呈钩状，个体可借钩状刺依附于他物体，从其构造特征和个体纤细等方面分析，这类珊瑚有的可营漂浮生活方式，与四射珊瑚固着生活有本质不同。

异珊瑚的内部构造，如隔壁的发育和排列方式也与四射珊瑚不同，横板也比较特殊，多数平凸，但横板两端下垂达于下一横板之上，形成套杯状“横板壁”。

异珊瑚的分类位置，至今世界各国古生物工作尚有不同看法。诺曼(Roemer, 1880)、

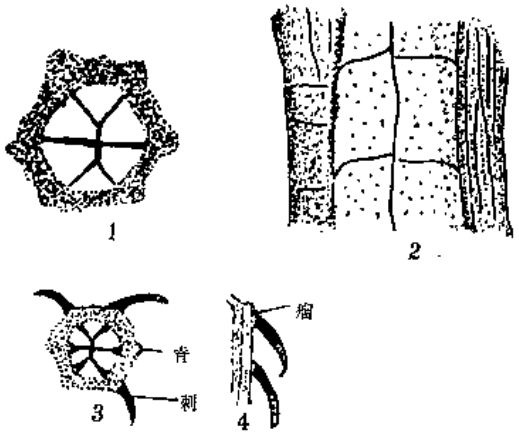


图 10—51　*Hexaphyllia*

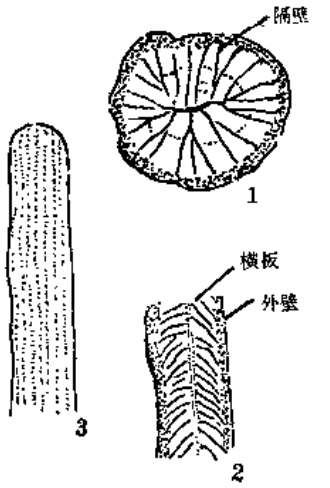


图 10—52　*Heterophyllia*
1、2—横纵切面；3—个体表面

矢部（Yabe, 1940）等认为它属于四射珊瑚，辛德沃尔福（Schindewelf, O. H. 1941）对异珊瑚详细研究后，建立了异珊瑚目（Heterocoralla），作为与四射珊瑚和六射珊瑚平行的分类单位。由于异珊瑚隔壁发生仅在两个部位，且不分级，因此不能列入四射珊瑚或六射珊瑚。目前一般把它作为珊瑚纲的一个目。

（二）化石代表

Hexaphyllia Stuckenberg, 1904（六方异珊瑚）小型角柱状，横切面六边形，个体直径小于1厘米。仅有6个隔壁，在中心相交，其中4个组成Y字形，隔壁外端突出于灰质壁外构成纵脊，上具瘤及刺。横板完整，面向上拱（图10—51）。早石炭世晚期，欧、亚大陆中国。

Hetroephyllia M'coy, 1849（异形珊瑚） 特征与六方异珊瑚相似，但隔壁数在6个以上，排列不规则。隔壁内端均彼此相交，大致作四束状排列。个体近圆柱状，横板上凸，无鳞板（图10—52）。早石炭世晚期至中石炭早期，欧、亚、澳洲。

八、六射珊瑚亚纲

（一）概述及分类

六射珊瑚有单体和群体，触手和隔膜数目较多，一般为6的倍数，故命名为六射珊瑚。六射珊瑚为现代热带、温带海洋中相当繁盛的动物，一般可分三类：一类不具外骨骼，例如海葵目（Actiniaria），尚未发现化石。另一类具钙质外骨骼，称石珊瑚目（Scleractinia）；还有一类具有黑色的角质骨骼，位于中胶层内，如黑珊瑚。其中石珊瑚是中生代和现代海相沉积中很重要的一类，常为主要造礁生物，并且化石较多，约有300多个属。

六射珊瑚最早出现在中三叠世。我国对这类化石过去研究较少，近年来，在西藏珠峰地区，四川、云南、青海的三叠系中均发现不少石珊瑚目化石。西藏珠峰地区的侏罗系、第三系中也找到六射珊瑚化石。

（二）石珊瑚的外形

多为群体，由许多珊瑚虫组成（图10—53）。珊瑚复体形状较多，有多角状，树枝状、笙状（图10—54）、还有分裂不完全所形成的脑纹状（图10—55）。单体六射珊瑚也有多种

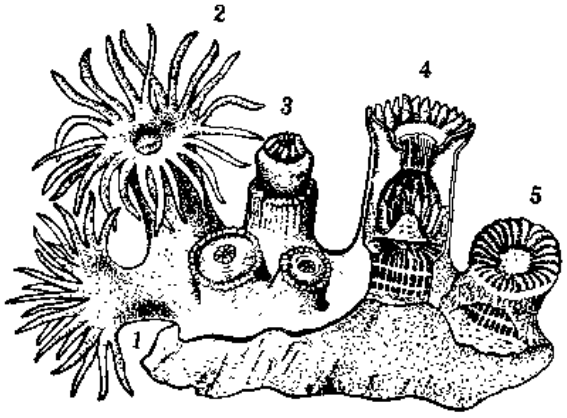


图 10—53 现代群体六射珊瑚

1、2—珊瑚虫触手展开；3—珊瑚虫触手收缩；4—纵切示软体与硬体关系；5—珊瑚体（钙质硬体）

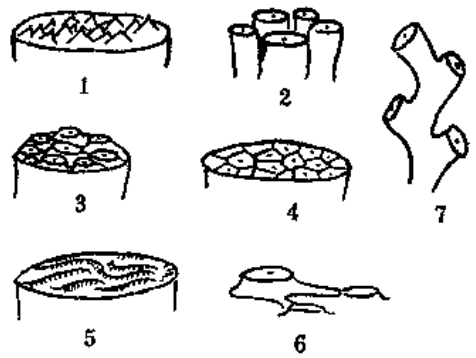


图 10—54 石珊瑚复体外形

外形，常见的有直锥状、陀螺状、圆柱状、圆盘状、蕈状等。

六射珊瑚群体形成是由母体出芽或分裂繁殖而成。但石珊瑚的繁殖方式很复杂，并具有重要的分类意义。有的种属分裂不完全，个体的软体部分以不同的方式互相联接。

图 10—55　*Leptoria*具脑纹状复体

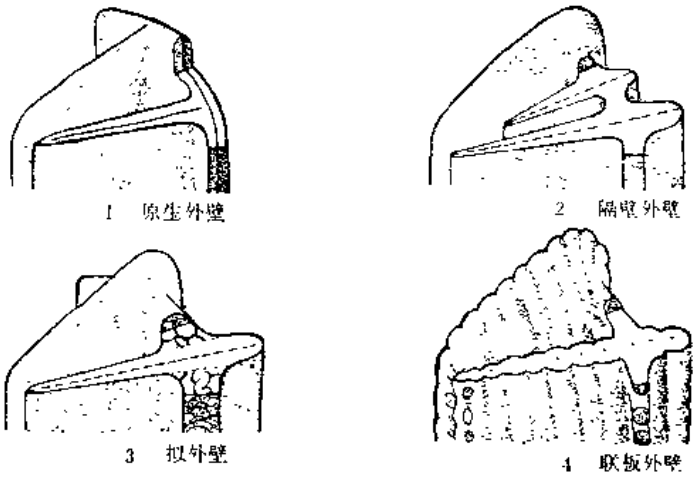


图 10—56　外壁的类型

1—原生外壁；2—隔壁外壁；3—拟外壁；4—联板外壁

（三）石珊瑚类的基本构造

1．外壁　可分四种类型

1）原生外壁　即是珊瑚原来外壁联接隔壁外端为灰质加厚形成（图10—56,1）。几乎所有的石珊瑚在发育早期都具有这种类型的外壁，但在个体发育过程中渐被其他类型的外壁所取代。

2）隔壁外壁　为隔壁外端灰质加厚彼此联接而成（图10—56,2）。

3）拟外壁　有的种类个体外缘发育很好的鳞板，当其排列规则取代隔壁外壁时，可称拟外壁（图10—56,3）。

4）联板外壁　由一列或数列简单或复杂的联板（Synapticulae）围合而成（图10—56,4）。

2．隔壁　石珊瑚也有 6 个原生隔壁，但与四射珊瑚的 6 个原生隔壁发生顺序和排列方位不同，其 6 个原生隔壁几乎同时发生（轮生），以后各级隔壁也均为轮生。二级隔壁为 6，插入在一级隔壁之间，三级隔壁数目为12，分别在一级和二级隔壁之间发生，四级隔壁为 24（图10—57，A），五级隔壁数为48个，余类推。极少数种类可具八级隔壁。

三级以上隔壁通常并不是前一轮所有的隔壁数都发育以后才出现后一轮的，如图10—57，B所示。在萼部伸长方向，隔壁数较多，而在扁圆方

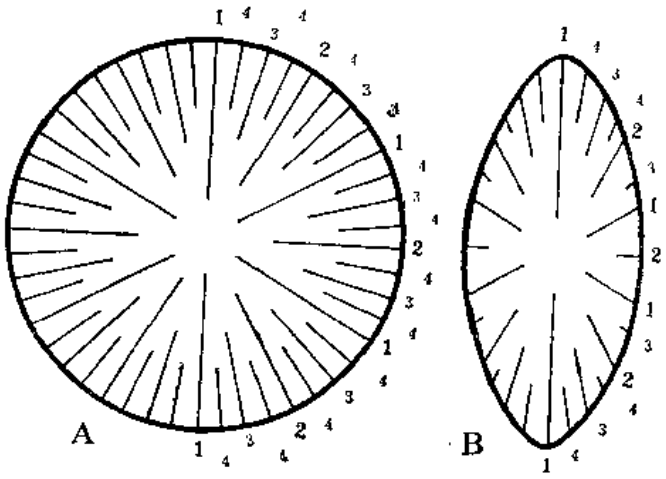


图 10—57　六射珊瑚隔壁发生和排列

向，隔壁级数和隔壁数目均较少。

在石珊瑚目中隔壁发生顺序和数目，通常为 6/6/12/24/48/……；但也有例外情况，其出现顺序为 8 或10的倍数，如8/8/16/32/……；或10/10/20……。

由于羽栉排列的多样性，构成隔壁上缘和侧缘各种不同的形态（图 10—58），在分类鉴定上具有一定意义。

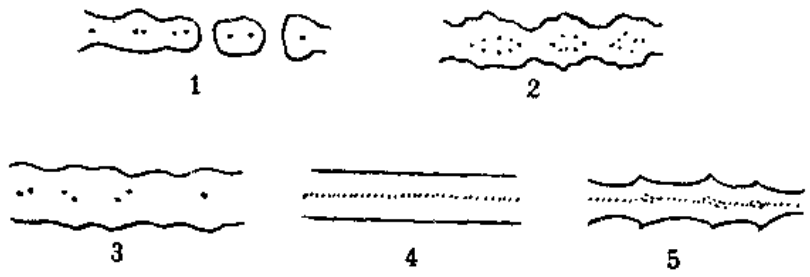


图 10—58 隔壁的主要形态（横切面）

1—穿孔状；2—串珠状；3—粒状；4—板状；5—锥齿状 （黑点表示羽栉的钙化中心）

3．隔壁脊 隔壁凸出于珊瑚外壁的那一部分称为隔壁脊（图10—59）。由于珊瑚表壁易脱落或不发育，故在石珊瑚目中常见这种构造。

4．中轴及其类型 很多六射珊瑚都具有中轴（图 10—59），但和四射珊瑚的中轴不同，它往往不是实心的，而是类似多孔状或星射状。根据成因和形状，可分三种类型（图 10—60）。

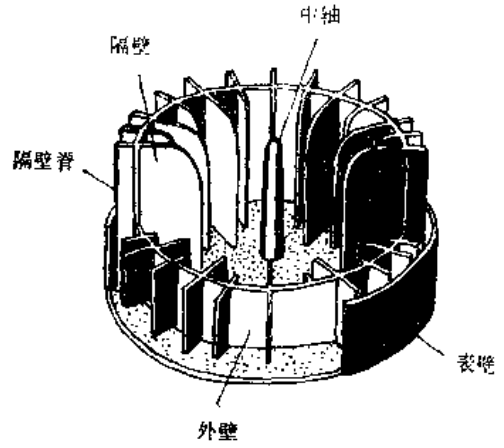


图 10—59 石珊瑚基本构造

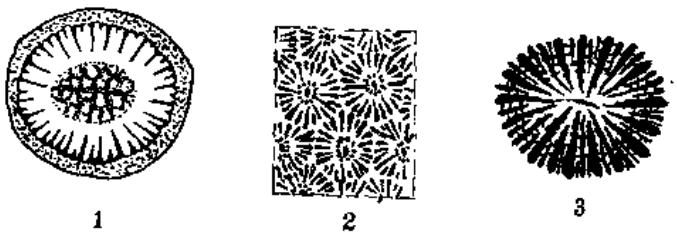


图 10—60 六射珊瑚中轴类型

1—海绵状中轴；2—柱状中轴；3—板状中轴

1）海绵状中轴 是由隔壁内端的羽栉在轴部相互交错或由不规则的壁柱相互卷曲而成。

2）柱状中轴 是某些隔壁的内端在轴部相互交接并为灰质加厚而成。

3）板状中轴 在椭圆形珊瑚体的轴部，常有一个与珊瑚体长轴方向一致的板状中轴，由一个一级隔壁向中心延伸而成。

5．壁柱和壁柱叶片及其形成 壁柱是隔壁的一种次生构造，其生成原因是在某些六射珊瑚生长过程中，外隔壁（即发育于隔膜外腔的隔壁）的始端发生分枝现象，在这两分枝之间，后来产生新的成对隔膜，在新隔膜之间即内腔，同时在此处发育内隔壁。随后，

已分枝的外隔壁的内端分离出来，即形成壁柱（图 10—61）。外隔壁的位置如此重复多次置换为新发生的内隔壁，则形成几轮壁柱（图10—63）。

壁柱叶片类似壁柱，有时二者难分，但它不是隔壁置换形成的，而是隔壁内缘羽搁分离形成的一系列裂片（图10—62,2）。

6．联板　两个相邻隔壁之间在隔壁的侧面上有许多横靶或横条联接，这种构造称为联板（图 10—62,1）。实际上是粗大羽搁在横向或纵向生长彼此联接而成。在石珊瑚中这联板构造比较常见，有的排列较复杂，组成平行小板，如蕈珊瑚的联板。

7．鳞板　为薄而弯曲的小板或呈横板状的灰质板（图10—64）。一般位于个体隔壁之

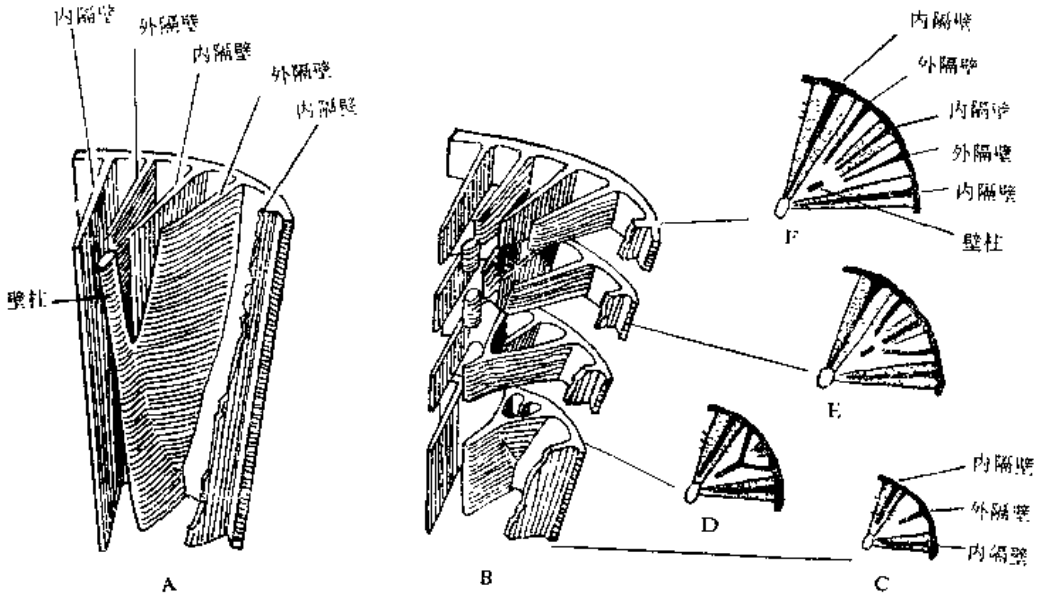


图 10—61　隔壁的置换（外隔壁置换为内隔壁）和壁柱的发生

A—单体六射珊瑚的1/6部分；B—示A图被分解切成几个平面；C，D，E，F—示不同生长阶段切面（黑点表示隔膜与内腔）

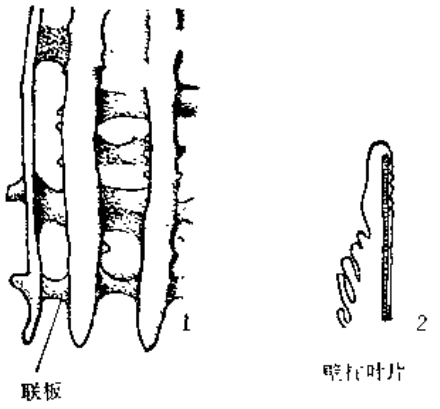


图 10—62　联板（1）与壁柱叶片（2）

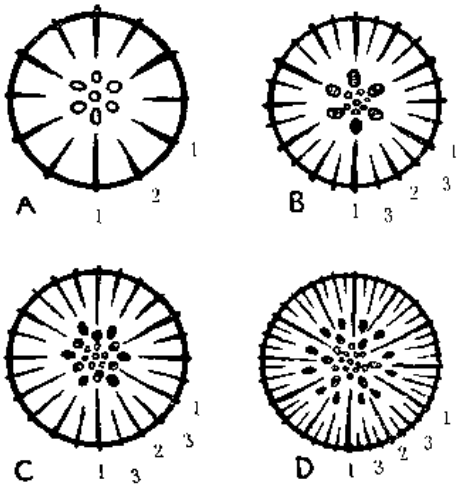


图 10—63　*Trochocyathus*（轮杯珊瑚）的壁柱形成过程

A—早期阶段，原生隔壁末端交错形成海绵状中轴和6个壁柱；B—后期阶段，产生第二轮壁柱（黑色），第一轮壁柱形成海绵状中轴；C—次后期阶段，产生第三轮壁柱；D—成年阶段，产生第四轮壁柱（12个）

间，也可位于珊瑚体外壁以外。

（四）石珊瑚目化石代表

Montlivaltia Lamouroux, 1821（高壁珊瑚） 锥状至圆柱状单体。一级和二级隔壁细长，并在萼缘凸出形成隔壁脊，隔壁上缘锯齿状。中轴一般不显著(图10—65，3a，3b)。中三叠世至白垩纪，西藏珠峰地区。

Thecosmilia Edwards et Haime, 1848（剑鞘珊瑚） 分枝状复体，萼部深陷，隔壁脊发育，中轴微弱或无。珊瑚单体特征与高壁珊瑚相似（图 10—65,4)。中三叠世至白垩纪，我国西南部中三叠世。

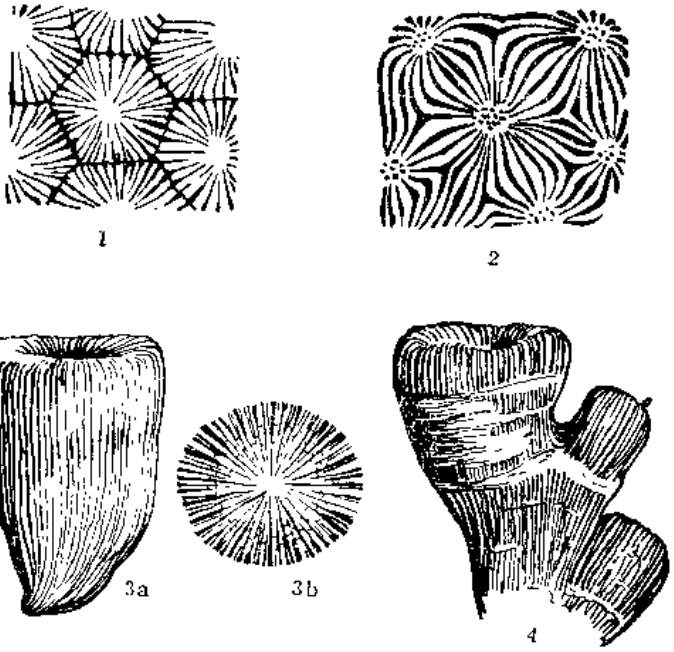


图 10—65 几种常见的石珊瑚

1—*Isastraea explanata* (Goldf.) 横切面，×4，英国，J_3；2—*Thamnastrea arachnoides* (Park.) 横切面，×5，英国，J_3；3a，3b—*Montlivaltia dispar* (Phill.) 3a，外形；3b—横切面，均×2，英国，J_3；4—*Thecosmilia annularis* (Fleming)，外形，×1，英国，J_3

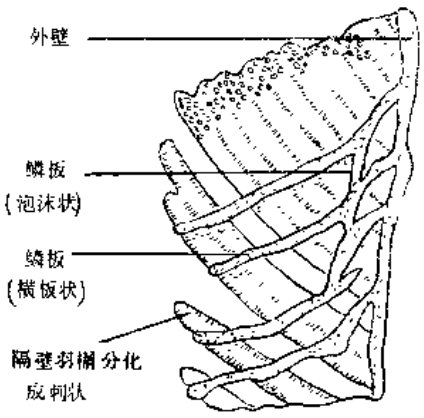


图 10—64 鳞板与隔壁羽辐分化

Thamnasteria Lesauvage 1823（灌木星珊瑚） 块状复体，呈互通状；或树丛状。个体的中轴细小或花柱状，隔壁上有许多瘤粒或有不连续的脊凸（图10—65,2)。中三叠世至白垩纪，我国西南和西藏地区中三叠世。

Isastrea Edwards et Haime, 1851（等星珊瑚） 多角状复体，个体墙壁为隔壁外壁或拟外壁组成，有一级和二级隔壁，均较细长；有的隔壁具穿孔（图10—65,1)。中侏罗世至白垩纪，西藏珠峰地区晚侏罗世。

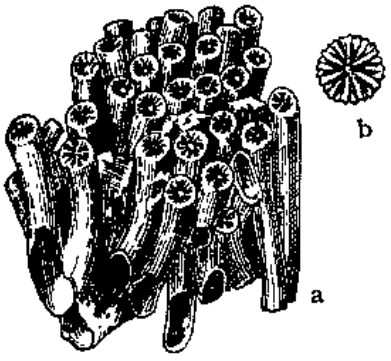


图 10—66 *Stylosmilia*

a—外形，×1；b—横切面，×2

图 10—67 *Paracyathus*

横切面 ×3

Stylosmilia Edwards et Haime, 1848（柱剑珊瑚） 笙状复体，个体较小，隔壁脊发育，具柱状中柱，隔壁级数可达3—4级。隔壁表面光滑或具粒状构造（图10—66)。中侏罗世至晚白垩世，西藏晚白垩世。

Paracyathus Edwards et Haime, 1848（拟杯珊瑚） 单体，角锥状，隔壁内端分离的壁柱发育，在中心扭结形成多孔状中轴、隔壁表面可具瘤状凸起）图 10—67)。晚白垩世至现代，近年来在西藏晚白垩世地层中发现。

Cyathoceras Moseley, 1881（角杯珊瑚） 单体，锥状，始部略收缩。由隔壁外端联接形成外壁，隔壁脊明显，无壁柱；但有羽褶扭曲 形成的不规则中轴（图 10—68)。晚白垩世至现代，近年来在西藏晚白垩世地层中找到。

Fungia Lamrck, 1801（蕈珊瑚） 单体，圆盘状或呈菌状，体扁平或上凸。隔壁级数多而排列密。隔壁间有许多联板相连（图10—69)。白垩纪至现代。

图 10—68 *Cyathoceras* ×1

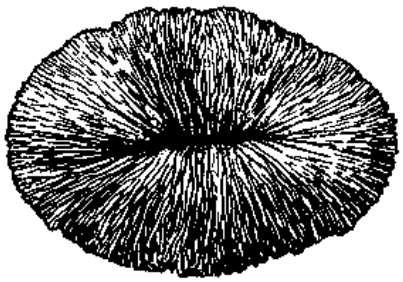


图 10—69 *Fungia* ×0.5

九、横板珊瑚亚纲(Tabulata)

（一）概述

横板珊瑚亦名床板珊瑚，是珊瑚纲中已经绝灭的一类，主要分布在古生代，软体部份已无法知道。目前发现的化石，全为复体，个体较小，一般不超过4—5毫米，说明横板珊瑚是群体生物，化石只是群体珊瑚虫分泌的碳酸盐骨骼构造。群体主要由无性的出芽繁殖生成，由于新芽不脱离母体，而形成复体。实际上它们很可能具有有性世代的，但对其幼虫阶段不了解，目前所认识的，都是从无性世代产生的横板珊瑚。

象其它珊瑚一样，横板珊瑚是典型的海洋生物，正常浅海是它最适宜的环境。在横板珊瑚的分布范围内，常伴有水活动的痕迹，如波痕。在复体中包含有机械搬运的碎屑物质，可以认为它生活在不超过 100 米水深范围内。

横板珊瑚的主要构造及构造名称与其它珊瑚相同，但有它本身的特殊性。全为复体，横列组织横板特别发育；个体小，隔壁多不发育；鳞板和轴部构造少见。除少数外，个体间具联接构造。因此，又有它特有的构造名称。

（二）外形及出芽方式

复体可分为块状和丛状两类（图10—70)。块状复体的外形有：球状、半球状、铁饼状及块板状。块状复体中的个体，彼此紧密相连，横断面形状为多角形、半月形。多数的繁殖方式为中间分芽，即幼年个体产生在成年个体之间的角上或在两体壁之间。在有些半月形个体中，有时为隔壁分芽及基部出芽。

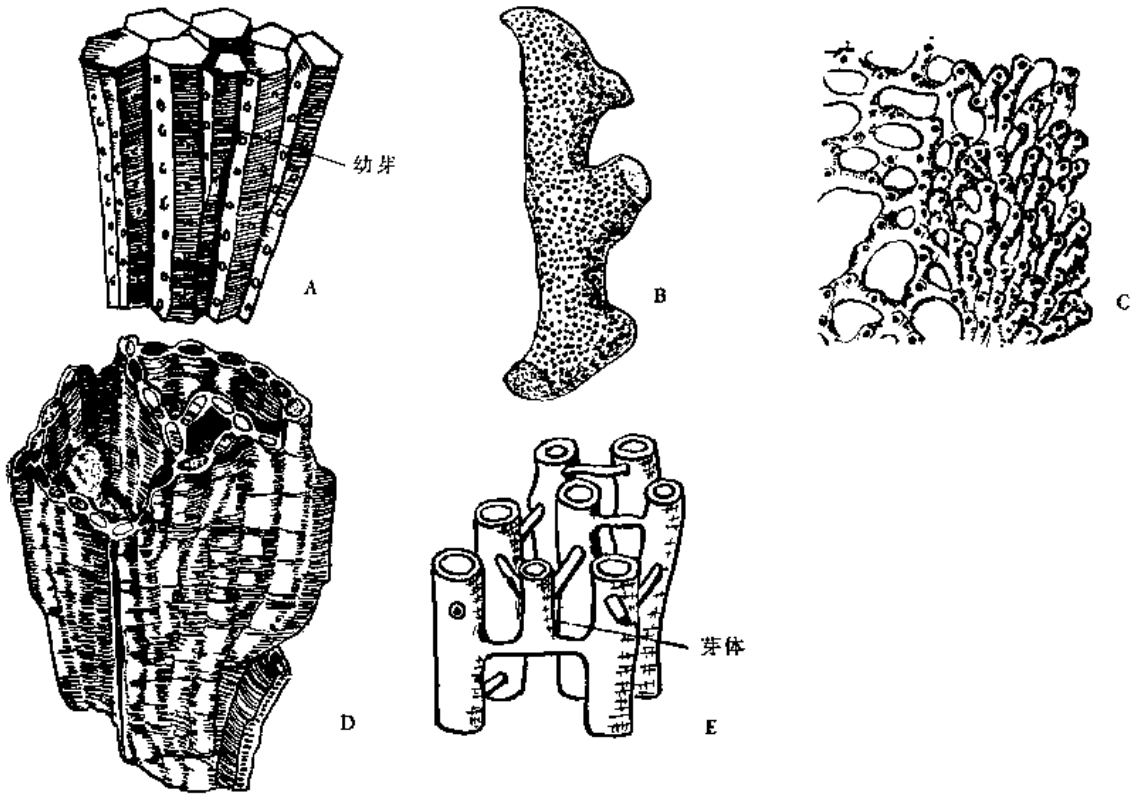


图 10—70　外形及出芽方式

A—块状复体，图中幼芽表示中间分芽；B—块枝状复体；C—枝状复体，为侧方出芽；D—链状复体；E—笙状复体，为中间管出芽

丛状复体外形有：笙状、树枝状、链状、蔓延状。丛状复体的个体之间有一定的空隙。个体形状为圆柱状，多角柱状、喇叭状、椭圆柱状。繁殖方式为联接管、联接板出芽，蔓延状复体为侧方出芽，链状复体多为基部侧分芽。

（三）骨骼的基本构造

联结构造：沟通个体内腔的构造。具群体骨骼加固和组织群体营养的作用；在联结构造上往往产生幼芽，与无性繁殖的关系密切。主要分三类：联结孔、联结管、联结板。联结孔通常在个体紧接的块状复体中发育，为圆形或椭圆形、贯穿个体体壁。据孔的位置可分在个体棱角上的角孔和在个体体壁上的壁孔。联结管通常在丛状复体中发育，为沟通相邻个体的管状联结构造。联结板是由壁孔和体壁横向突起和加宽而成（图10—71）。

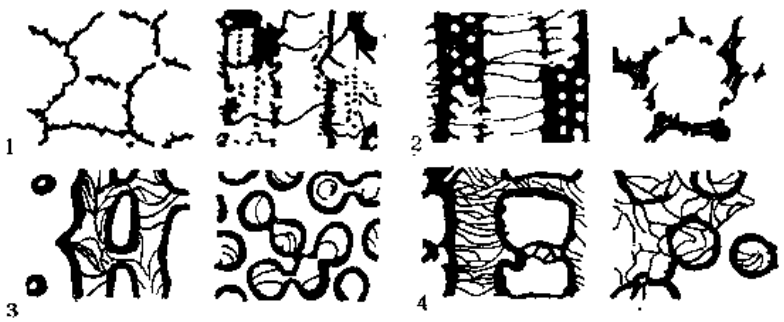


图 10—71　联结构造

1、2—联结孔；1—为角孔；2—为壁孔。3—联结管。4—联结板

横板、轴管、泡沫板；横板发育是横板珊瑚的主要标志，也是它名称的由来。横板由珊瑚虫软体基部的外胚层分泌而成，分完整横板和不完整横板：凡横过整个个体体腔的称为完整横板，有水平的、倾斜的和中央下凹的。在体腔中横板有间断的为不完整横板，有交错状、漏斗状等，有的上下漏斗相连，在轴部形成轴管；还有泡沫状横板和边缘泡沫板（图10—72）。

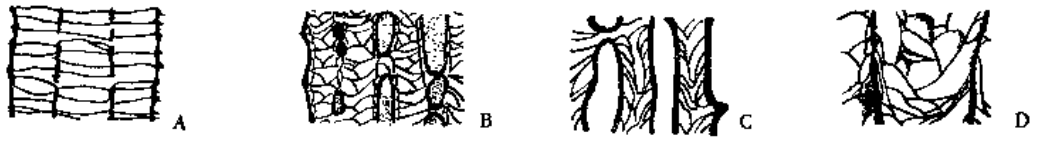


图 10—72 横板类型（均为纵切面）

A—完整横板，水平状；B、C、D—不完整横板；B—交错状，具边缘泡沫板；C—漏斗状，具轴管；D—泡沫状

隔壁构造 横板珊瑚和四射珊瑚隔壁形成同样与珊瑚体壁褶皱有关。但二者有异同，横板珊瑚隔壁绝少有分级、序生现象，多为不连续的隔壁刺，排列于外壁内。一般可分为板状隔壁、隔壁刺、鳞片状隔壁和脊状隔壁（图 10—73）。隔壁数目不定，有的为 6 或 6 的倍数。

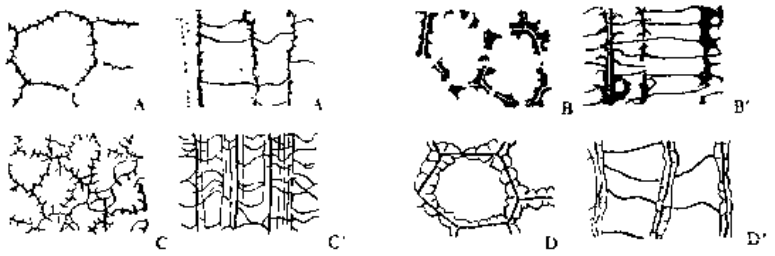


图 10—73 隔壁构造

A、A′—刺状隔壁；B、B′—鳞片状隔壁；C、C′—板状隔壁；D、D′—脊状隔壁

（四）横板珊瑚的分类

分类还有争论，有不同的分类方法和意见。其中以苏联古生物学家索科洛夫（Б. С. Соколов）的分类较为完善。他把横板珊瑚分为两大类：一类是具联结构造的，另一类是不具联结构造的，现将分类名称列表于后（附表10—4）。

横板珊瑚的化石代表：

Palaeofavosites、Twenhofel, 1914（古巢珊瑚）复体块状，个体多角柱状，体壁紧邻，但中间缝常很明显，联结孔分布在角上（角孔），一般较小，纵排分布。体壁薄有时弯曲。隔壁呈刺状，多列或缺失（图10—74）。中奥陶世至晚志留世。

Favosites Lamarck, 1816（蜂巢珊瑚） 各种外形的块状复体。个体多角柱状。体壁薄，常见中间缝，联结孔分布在壁上（壁孔），1—6纵列，隔壁呈刺状或瘤状（图10—75）。志留纪至二叠纪。

与上述两属在复体外形和个体形状上相似的常见属有：中巢珊瑚（*Mesofavosites*），厚巢珊瑚（*Pachyfavosites*），和鳞巢珊瑚（*Squameofavosites*）。所不同的是*Mesofavosites*不仅有壁孔，而且有角孔。*Pachyfavosites*, *Squameofavosites*和*Favosites*都只有壁孔，不

附表 10—4

联结构造		复体外形	个体外形	目（亚目）	代表属列	时代分布					
						Є	O	S	D	C	P
具联结构造	孔	块状	多角状	蜂巢珊瑚目 蜂巢珊瑚亚目	古巢珊瑚 蜂巢珊瑚 米契林珊瑚						
			半月形 三角形		槽珊瑚						
		块枝状	多角形	蜂巢珊瑚目 灌木珊瑚亚目	灌木珊瑚						
	管	丛状	圆柱状 角柱状	笛管珊瑚目	笛管珊瑚 星坂珊瑚						
	板		圆柱状	结珊瑚目	结珊瑚						
无联结构造		蔓延状	喇叭状	喇叭珊瑚目	喇叭管珊瑚						
		块状	多角状	里亨珊瑚目	里亨珊瑚						
		链状	椭圆柱状	链珊瑚目	链珊瑚						
		形状多样，具四个隔壁和隔壁在中央相聚的四分裂繁殖		四分珊瑚目	四分珊瑚						

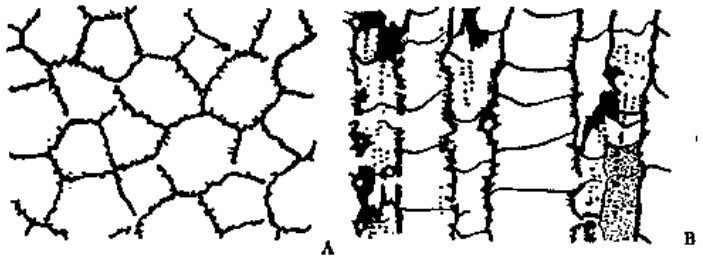


图 10—74 *Palaeofavosites corrugatus* Sokolov

A—横切面；B—纵切面，均×5

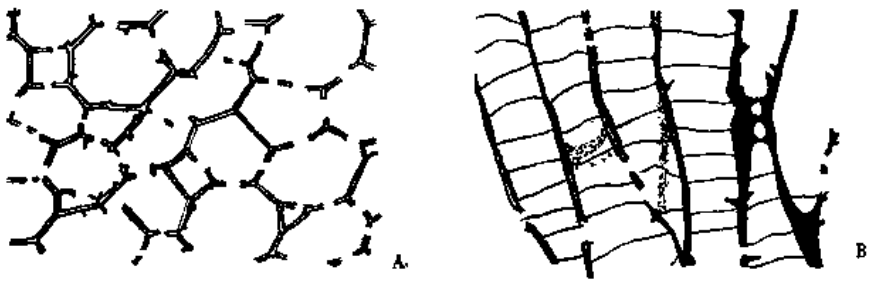


图 10—75 *Favosites sheni* Lin

A—横切面；B—纵切面；均×6

同的是 *Squameofavosite* 的隔壁呈鳞片状。*Pachyfavosites* 体壁加厚使内腔呈圆形。

Michelinia Koninck, 1841（米契林珊瑚） 块状复体，由许多大的多角锥形的个体组成。体壁一般是薄的，壁孔多而小，呈不规则分布。横板薄、上拱、弯曲、不完整或呈泡沫状。隔壁构造呈麻点状短脊，有时呈短刺状或不存在（图10—76）。泥盆纪至二叠纪。

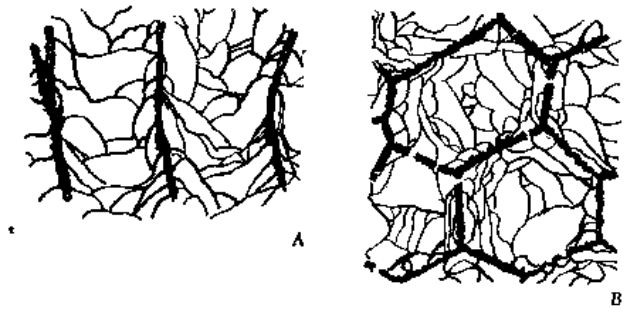


图 10—76 *Michelinia tenuisepta* (Phillips)
A—纵切面；B—横切面；均×2.5

同 *Michelinia*相似的属有：原米契林珊瑚(*Protomichelnia*) 和泡沫米契林珊瑚 (*Cystomichelinia*)，不同的是 *Protomichelinia* 个体呈长棱柱状，横板完整。*Cystomichelinia* 床板水平，具边缘泡沫板。

Thamnopora Steininger, 1831（灌木珊瑚） 复体树枝状。个体自枝体轴部呈扇状向外分布，但与枝体表面垂直。横切面呈多角形或圆角形。灰质加厚由轴部向边缘逐渐增厚。横床完整，稀疏。隔壁刺不发育。壁孔大，一排。繁殖方式为中间分芽（图10—77）。晚奥陶世至泥盆纪。

Alveolites Lamark, 1801（槽珊瑚） 块状复体。个体细，一般弯曲，且与复体表面成锐角相交。横切面是三角状，半月形或压扁多角形。体壁厚，壁孔少，一排分布。横板薄、完整。有一列隔壁刺特别发育（图 10—78）。晚志留世至晚泥盆世。

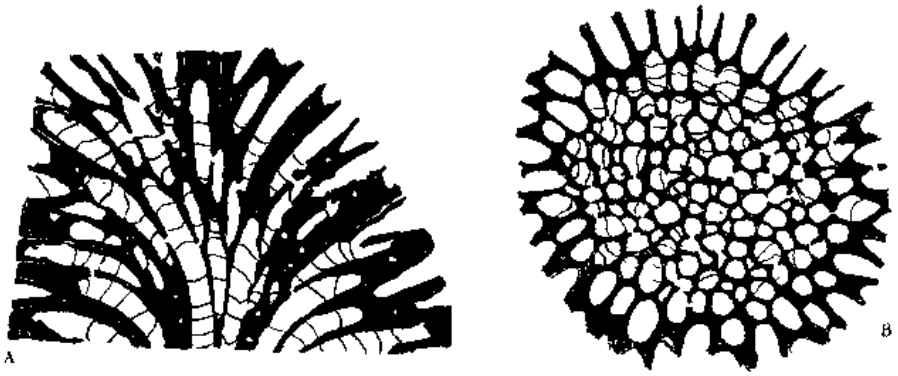


图 10—77 *Thamnopora cervicornis* (Blainville)
A—纵切面；B—横切面；均× 4

Syringopora Goldfuss, 1826（笛管珊瑚）复体丛状，由圆柱状个体组成。个体间以联结管联结。横板漏斗状，有时具不连续的轴管。具隔壁刺。幼体一般从联结管长出（图10—79）。晚奥陶世至早二叠世。

图 10—78 *Alveolites suborbicularis* Lamark
示横切面 ×10

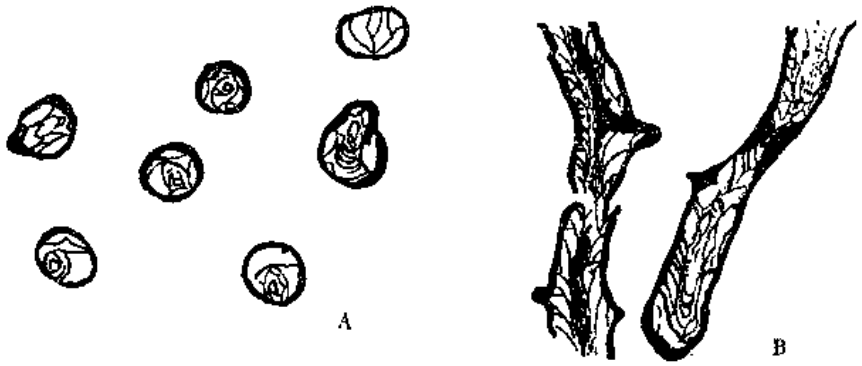


图 10—79 *Syringopora ramulasa* Goldfuss

A—横切面；B—纵切面；均×4

外形同笛管珊瑚相似的属见下表和图10—80所示。

笛管珊瑚与几个近似属的比较

属　　名	横板形状	轴　　管	壁刺	其　它	纵切面图示
1.*Syringopora*（笛管珊瑚）	漏斗状	有、有时发育不好	有		
2.*Kueichoupora*（贵州管珊瑚）	漏斗状	发育很好	无		
3.*Chia*（计氏管珊瑚）	漏斗状	发育不好	无	有边缘泡沫板	
4.*Syringocystis*（笛管泡沫珊瑚）	漏斗状	个体内有横列的横板	有	有一列不连续的边缘泡沫板	
5.*Cystotylus*（泡沫管珊瑚）	泡沫状	无	无	有边缘泡沫板	
6.*Neosyringopora*（新笛管珊瑚）	泡沫状	无	无		

图 10—80

Hayasakaia Lang Smith et Thamas, 1940 emend Sokolov 1947（早坂珊瑚）复体丛状，由棱柱状或部份呈圆柱状个体组成。个体由联结管相联。联结管呈四排分布在棱上。横板完整的、凸的或倾斜的、也有完整的。边缘有连续或断续的泡沫带（图10—81）。晚石炭世至早二叠世。我国早二叠世分布最广。

Sarcinula Lamarck, 1816（结珊瑚）　复体丛状，由大的圆柱状个体组成。个体由平坦的联结板联结，内有孔环与个体体腔沟通。隔壁脊发育，伸到个体内，同时也延伸到个体外，形成特殊的隔壁突起环。横板水平或弯（图10—82）。中奥陶世至早志留世，（以

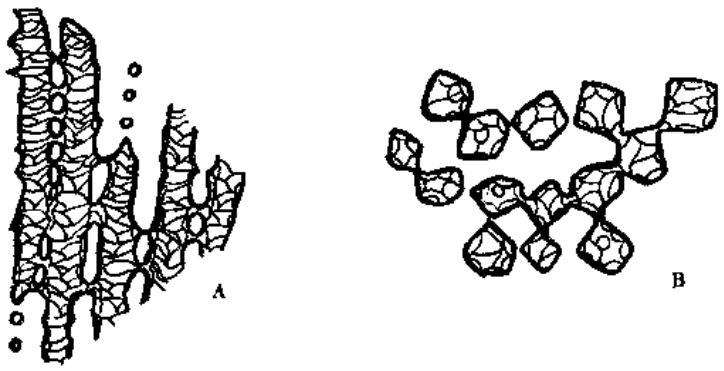


图 10—81 *Hayasakaia elegantula* (Yabe et Hayasaka)
A—纵切面；B—横切面；均×3

晚奥陶世为主)。

Halysites Fischer von Waldheim, 1828（链珊瑚） 复体链状，由圆或椭圆形横断面个体组成。个体之间有中间管存在，横断面为长方形，横板多而整齐。隔壁有时为12排短刺状，有时不显著（图10—83)。中奥陶世至志留纪。

Aulopora Goldfuss, 1829（喇叭管珊瑚） 复体蔓延状，由小的喇叭状个体组成，萼部稍上挠，呈圆锥状。口部稍收缩如杯状。横板一般是斜的或不存在。隔壁成排刺或瘤（图10—84)。奥陶纪至二叠纪。

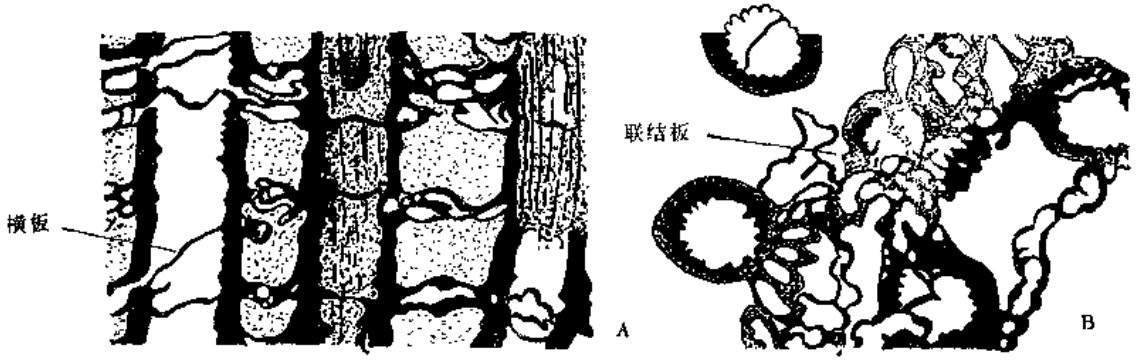


图 10—82 *Sarcinula organum* Linnaeus
A—纵切面；B—横切面；均×5

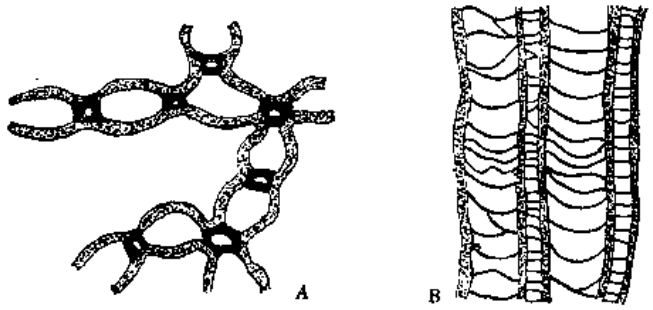


图 10—83 *Halysites catenularia* Linnaeus
A—横切面；B—纵切面；均×5

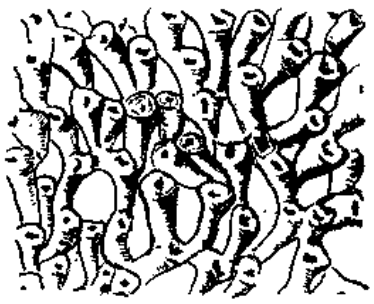


图 10—84 *Aulopora macrostoma* Fischer von Waldheim, ×2

十、日射珊瑚亚纲(Heliolitoidea)

(一) 特点及骨骼基本构造

日射珊瑚为已绝灭的一类群体珊瑚。其特点是不仅具有水螅虫外胚层分泌的个体骨

骼，而且有共体外胚层分泌的共骨构造。因此，其骨骼是由个体和共骨二部份组成。二者紧密相连，又有明显界限，这是和其他珊瑚不同之处。日射珊瑚的构造名称和横板珊瑚基本相同，也具有同样的含义。

复体外形有：层状、瘤状、球状、半球状，盘状、枝块状等。大多数具发育很好的全壁。

个体呈管状，横切面为圆形或星射形。

共骨组织基本上可分为羽栉型、管型和泡沫型三种。

隔壁组织分隔板、隔壁刺和隔壁脊，具有固定的数目，一般为12。少数属种有中轴。横板一般完整水平，有时弯曲或呈泡沫状。

（二）化石代表：

Heliolites Dana, 1846（日射珊瑚） 复体块状。个体截面为圆形或椭圆形，具褶曲或光滑的体壁。横板水平状。隔壁为12纵列壁刺。共骨组织由具有横板的角柱状中间管组成（图10—85）。晚奥陶世至中泥盆世。

Plasmoporella Kiaer, 1899（似网膜珊瑚） 复体块状。个体形状不规则，无独立体壁或不存在或由泡沫状共骨规则地重叠而成。隔壁板为数12，基部常伸入共骨组织中；隔壁之间可发育羽栉组织，相连成松散体壁。个体中可发育中轴构造。横板完整或呈间断状或呈泡沫状，共骨泡沫是凸的、平的或两者兼有（图 10—86）。中至晚奥陶世。

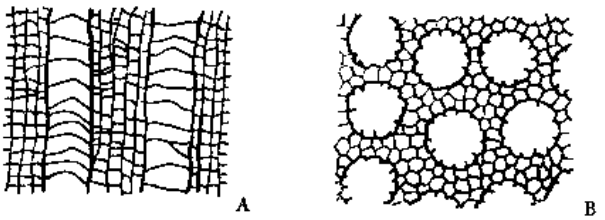


图 10—85 *Heliolites interstinctus* Lindström
A—纵切面；B—横切面；约×5

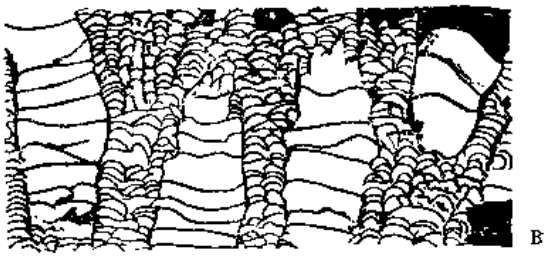


图 10—86 *Plasmaporella kiaeri* Sokolov
A—横切面；B—纵切面；均×4

十一、珊瑚的生态

珊瑚为底栖的海生动物，一般生活在 180 米深度以内的温暖浅海里，少数可生存于冷水或超过2000米的深海里。珊瑚所能忍受的盐度为27‰—48‰，但不能忍受淡水注入。珊瑚因固着生活并以小型的自游生物和悬浮生物为食，所以需要水体流动和清澈的环境；只有少数具特殊构造者能适应混浊的水体。总的说来，珊瑚在生态上分为非造礁型和造礁型两种：

1、非造礁型珊瑚 它包括许多单体珊瑚和一些小型的块状或分枝状群体，适应性较

广，分布于较大的深度和温度范围，对松软或坚硬海底均能适应。但不同的属种只能适应一定的温度和深度。

古生代多数四射珊瑚可与现代的非造礁型珊瑚相比，因为都是非群栖种类为主。如石炭纪的某些小型单体珊瑚，很少和其他动物共生，从岩性、共生关系以及骨骼构造特点可以推知它是居住在较深的环境。

2．造礁型珊瑚　需要20°—25℃的水温，25‰的正常盐度和清洁的海水，不能有过多的泥砂，水深一般不超过50米。造礁珊瑚包括许多现代六射珊瑚和古生代的群体的四射珊瑚和横板珊瑚。从现代造礁珊瑚的软体组织中发现有共生的单细胞藻类（虫黄藻）这种藻类对珊瑚虫新陈代谢有促进作用，并有助于分泌钙质骨骼，所以促使珊瑚骨骼大量快速生长。造礁珊瑚要依靠共生藻类，因此它只限于浅海透光带才能生长。造礁珊瑚往往构成较大规模的礁体，长、宽、厚可达数十到数百米，甚至更大。礁体除珊瑚外，还包括其他生物骨骼。

温度是限制造礁珊瑚分布的重要因素，水温低于18℃，则不利于造礁珊瑚的生存，高温中含有较少的碳酸气，有利于石灰质的积累。但水温过高，对珊瑚生长也不利，超过30℃，则珊瑚虫会很快死亡。

在现今赤道南北广约60度纬度范围内，有大量珊瑚礁的分布，而主要分布在南北纬度28度之间的热带及亚热带浅海。尤其在太平洋赤道南北13度之间的范围内更是盛产珊瑚。

根据造礁珊瑚严格的生态环境及其一定的分布规律，可以推断各地史时期的赤道位置，古纬度和气候带的变迁，指明某些矿产沉积成矿的条件。

第十一章　蠕虫动物(Vermes)

一、概　　述

蠕虫动物的名称是十八世纪时，由林奈提出的。当时由于生物学系统分类尚不完善，分类较粗，将身体大致呈长形，缺少外骨骼，依靠皮肤肌肉囊蠕动而动运的动物，统称蠕虫动物。蠕虫动物不是一个单一来源的动物群，它包括：扁虫动物门(Platyhelminthes)、纽虫动物门 (*Nemertinea*)、线虫动物门 (Nemathelminthes)和环节动物门 (Annelida)（图 11—1）等。它们在形态结构上有着基本的区别，但仍有许多共同的特征。蠕虫动物在动物界的演化中，具有十分重要的意义。

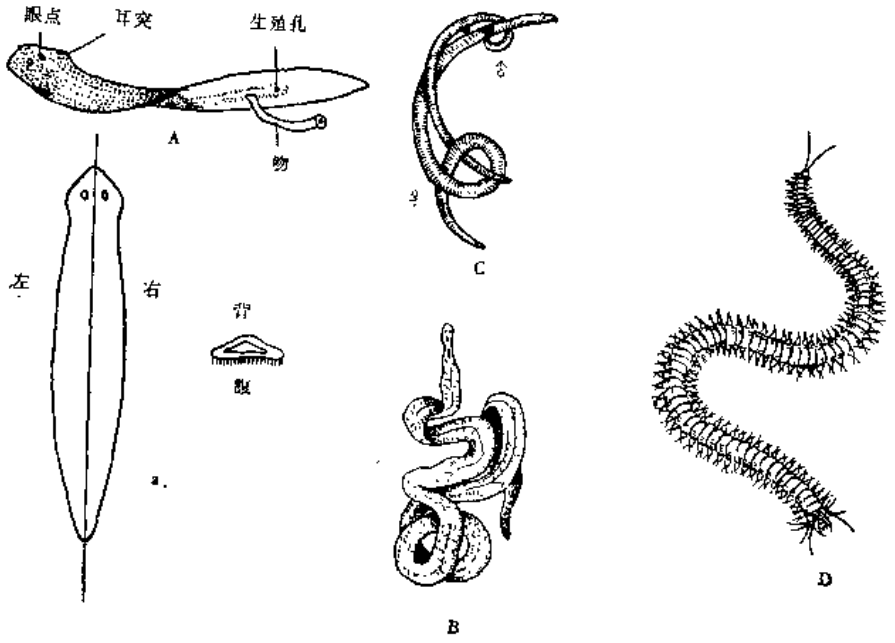


图 11—1　蠕虫动物

A—扁虫动物门—涡虫 (*Planaria*)。a，示涡虫两侧对称。B—纽虫动物门—纽虫 (*Lineus*)。C—线虫动物门—蛔虫 (*Ascaris*)。D—环节动物门—沙蚕 (*Nereis*)

二、主要特征及演化意义

蠕虫动物的出现，是动物发展史上的一次巨大的飞跃。从下列几方面说明。

1．身体两侧对称　两侧对称是动物适应于运动的一种体制。腔肠动物辐射对称，适应于固着生活和漂浮生活，不能快速移动，而蠕虫动物，由于沿着一定方向运动的结果，演化成两侧对称的体制（图11—1A、a），分化出明显的背面与腹面、前端与后端、左侧

与右侧。背面具保护作用；腹面有运动和摄食功能；前端集中了神经系统和感觉器官，不仅使动物对外界条件及时发生反应，而且为前端分化出脑创造条件。这无疑大大有助于动物有机结构的提高。由于两侧对称的体制，减少了运动中的阻力，既适合游泳，又便于爬行，这就为动物由水体到陆地新环境，创造了条件。

2．身体分节　环节动物身体由许多形状结构大体相同的体节组成，称同律分节。例如沙蚕（Nereis）（图11—1D）。动物身体分节，增加了动物体的灵活性，扩大了生活领域，加强了对环境的适应性。同时，同律分节提供了进一步发展成为异律分节的广泛可能性，为动物进化创造了条件。

3．雏形的附肢—疣足形成　与体节出现的同时，部分环节动物的皮肤突起，形成疣足。疣足不分节，其上具刚毛（图11—1D），每节一对，这是运动器官，为附肢出现的最初形式。疣足与体节虽无关节联系，但为进化到具关节的附肢，打下了物质基础，其形成是动物有机结构进化的一个极为重要的特征，是动物运动强化的产物；其产生又加强了动物的爬行和游泳效能，为扩大动物的生活领域提供了有利条件。

4．中胚层的产生　单细胞原生动物无所谓胚层的构造，最多如团藻（Volvox）一样，只有一层细胞（图11—2A）。多细胞的腔肠动物具内、外两个胚层（图11—2B）。动物界发展到蠕虫动物阶段，在内、外胚层之间，产生了中胚层，称三胚层动物（图11—2c）。中胚层的产生，为动物机体各组织器官的形成、复杂和完备，提供了必要的物质基础。来源于中胚层的肌肉组织，形成皮肤肌肉囊，使动物能沿着物体蠕动，强化了运动的机能，同时也减少或代替了内、外胚层的运动机能。运动机能的强化，使动物与环境之间的接触复杂化，因此，促进了感觉器官、神经系统的发育，提高了动物对刺激的反应和摄食的效率。有效的摄食，强化了营养，新陈代谢旺盛，排泄机能也就加强。由于各种生理功能的分化，引起动物体形态结构的强烈分化。例如沙蚕的肌肉系统、消化系统、循环系统、排泄系统及生殖系统等都有了较高程度的发展。动物的每次进化，都表现出动物体的内、外

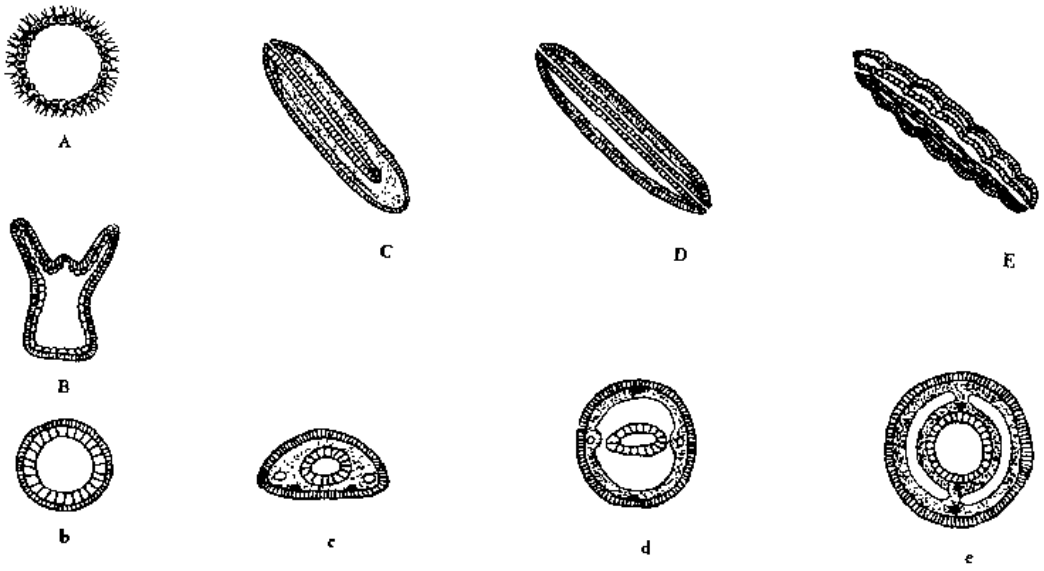


图 11—2　胚层与体腔（纵、横切面模式图）

A.团藻（Volvox）。B,b.腔肠动物。C,c.扁虫动物（三胚层、无体腔）。D,d.线虫动物（三胚层具假体腔）。F,e.环节动物（三胚层，具真体腔）。

形态结构及生理机能的变化。同时，中胚层形成间质（柔软组织），充满体内的空间。间质不仅有再生的能力，而且能贮藏水分和营养物质，大大提高了动物对干旱和饥饿的适应力，为动物摆脱水中生活，进入陆地环境，提供了必要的物质条件，即动物进化的内在根据。由于中胚层的产生，使整个动物界的面貌发生了巨大变化，从原始两侧对称的三胚层动物发展成为两支；一支是原口动物，包括扁虫动物、线虫动物、纽虫动物、环节动物、节肢动物和软体动物。另一支为后口动物，主要包括毛颚类、棘皮动物和脊索动物。还有介于原口动物和后口动物之间的苔藓动物和腕足动物，都相继发展起来。

5．具体腔（图10—2） 体腔是指消化管与体壁之间的腔，从线虫动物开始出现体腔。体腔中往往充满体腔液。体腔的出现使内脏器官处于一种相对稳定的环境中，并使其具有运动的可能性（例如肠子的蠕动、心脏的跳动等），因而大大加强了新陈代谢作用，是动物进化过程中的一大进步。体腔有假体腔（又称原生体腔）和真体腔（又称次生体腔）之别。中胚层和内胚层（即消化管）之间出现的体腔，没有体腔膜，为假体腔。例如线虫动物具假体腔，外面以中胚层的纵肌为界，里面以内胚层的消化管壁为界(图11—2D、d)。在中胚层之间出现的体腔，具体腔膜，为真体腔，自环节动物以上均有之（图11—2E、e）。

三、分类及地质学意义

蠕虫动物虽然都是三胚层动物，但由于各类发展阶段的不同，生活方式的差异，它们之间在形态结构方面，有着本质的区别。寒武纪以前蠕虫虽已出现，但由于缺乏外骨骼，在地层中遗体化石保留极少，多见它们的遗迹和管穴，在地质学上具有一定的意义。现扼要介绍如下。

（一）扁虫动物门（Platyelminthes）

扁虫动物营水中自由生活，蠕动爬行或寄生生活，背腹扁平，两侧对称，皮肤肌肉囊发达。消化系统无或是一堆消化细胞，或是简单的消化管，无肛门。口部位于腹面。无呼吸系统和循环系统。无体腔，内脏器官埋于中胚层组织中，为低等的三胚层动物。例如*Planaria*（涡虫）（图11—1A）生活于淡水中爬行，往往在石头下。扁虫动物化石极少，仅从石炭纪、二叠纪和第三纪的昆虫中发现少量寄生类化石。

（二）纽虫动物门（Nemertinea）

纽虫动物多数生活在海边藻类、砂土中，少数生活在淡水或寄生。体长，背腹扁平，常盘绕成纽带状，故名纽虫。动物体末端具肛门，体前腹面有吻，无体腔，具简单的循环系统。例如*Lineus*（纽虫）（图11—1B）。侏罗纪至现代。

（三）线虫动物门（Nemathelminthes）

线虫动物仅少数自由生活于水中，大多数寄生，体长，圆形，故名线虫动物（或圆形动物）。体不分节，具假体腔。例如*Ascaris*（蛔虫）（图11—1C）。化石少，仅见寄生于石炭纪、白垩纪、始新世和更新世的昆虫体内。

（四）环节动物门（Annelida）

环节动物生活水中或潮湿环境。自由生活或潜伏管穴中，少数寄生，身体同律分节，具疣足或刚毛（图11—1D），内脏器官发达，位于真体腔内。个体发育具“担轮幼虫”

期。

环节动物化石较多，主要是多毛纲的动物，它们在松软的泥沙质底层表面活动时，往往留下移动的印痕或挖掘的孔穴，或由体表分泌物或兼收四周物质而形成虫管，在地层中形成遗迹化石。从古生代到现代均有代表。

1．管穴（又称虫管） 多毛纲营管栖生活的种类，由表皮细胞分泌的钙质、革质或粘液兼收四周物质共同形成各种形状的管子。为动物生活时栖息的地方。此类动物因在管内生活，往往丧失行动能力，疣足高度退化甚至消失，头部感觉器官不发达，口中无颚，古代与现代常见代表有：

Serpula（龙介虫）属于多毛纲（Polychaeta）隐居目（Sedentaria）龙介虫科（Serpulidae）。海生，体长3～4厘米，体分节，头部口的两侧有羽状鳃冠，背面有屑，能掩盖

图 11—3 环节动物管穴类代表

A—现代龙介虫（*Serpula*），a.龙介虫管组成的灰岩块（缩小）。B—现代螺旋虫（*Spirorbis*），b—固着在腕足壳上的螺旋虫（化石）。C—现代毛翼虫（*Chaetopterus*）的生活状态。D—现代巢沙蚕（*Diopatra*）的生活状态。

管口。鄂呈漏斗状，分两层，边缘有许多锯齿状突起。体外有白身分泌的钙质管，筒状，常盘曲如龙（故得名龙介虫），呈不规则的弯曲或螺旋状。虫管背面中央线有1—2条隆起。管的一端闭塞，动物终生栖息其中。龙介虫常集聚成群，固着其他物体上（图11—3a）。志留纪至现代。

Spirorbis（螺旋虫）属于龙介虫科，生活在温暖海洋中，体长约2毫米，体分节，头部有鳃冠和鄂。鄂顶端有一个石灰质的皿状圆盘，起支持和保护作用。体外有自身分泌的钙质管，螺旋状，右旋性，管外有3条隆起浅，其间凹陷，并有许多微细的小孔。化石种类中钙质管表面光滑或具同心纹、瘤刺等装饰，管口粗大，末端细。常固着在贝壳上，古生代腕足动物和三叠纪双壳类的外壳上，常见这类化石（图11—3b）。奥陶纪至现代。

Chaetopteris（毛翼虫，俗称磷沙蚕）属于毛翼虫科（Chaetopteridae）。海生，体长10—20厘米，分节，体外具发光细胞（故得名磷沙蚕），生活在自身分泌的钙质“U”形管内，管长约50厘米，绝大部分埋入泥沙中，管的两端开口露出地面，虫体终生栖居管中（图11—3C）。现代。

此外，*Diopatra*（巢沙蚕）栖息于泥沙质管中，管口露出地面，并粘有许多沙粒、贝壳碎片等围绕在其周围（图11—3D）。现代。

2．潜穴　有些多毛类的动物沿海底爬行或钻入泥沙挖掘各种孔道，栖居其中。例如*Arenicola*（沙虫，又名海蚯蚓）掘穴沙中，深半米左右，其位置不定，横或斜，地面穴口处有粪堆。

环节动物螠纲（Echiuroidae）中的*Urechis*（刺螠）栖息在泥沙中，潜穴作“U”形管（图11—4A），管的开口处隆起，身体分泌粘液，用于润泽泥沙管的内壁。

3．虫牙　自由活动的游走目（Errantia）多毛类，疣足发达，多为食肉性动物，口内有几丁质的颚器，由许多参差不齐的锯齿板组成。例如*Nereis*（沙蚕）口内有一对几丁质颚（图11—4D），呈镰刀状，顶端尖，其下部宽，埋于肌肉内，内侧呈锯齿状，用以杀死

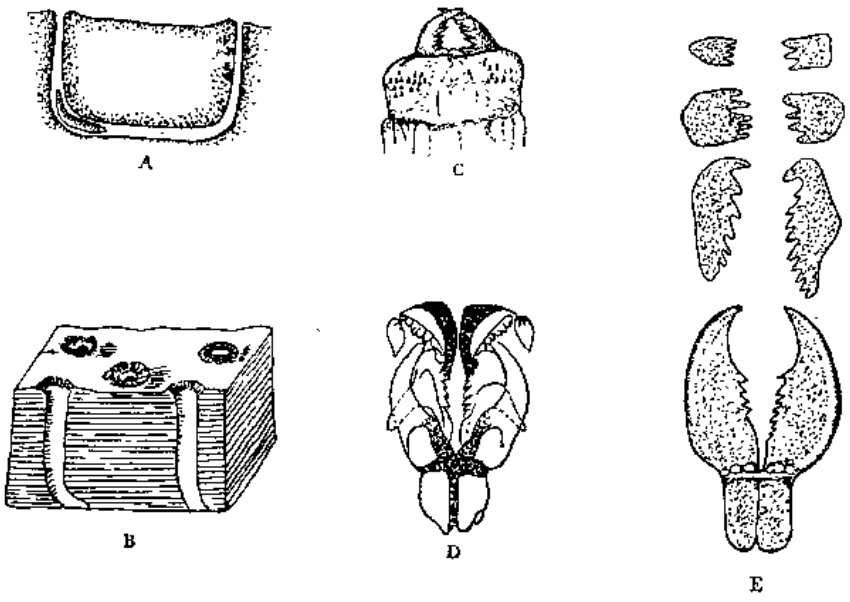


图 11—4　部分环节动物的孔穴、虫牙

A—现代刺螠（*Urechis*）生活状态；B—环节动物孔穴化石；C—现代沙蚕的颚器；D—现代巢沙蚕颚器；E—泥盆纪*Arabelites*虫牙

动物。地层中保存的颚器化石称虫牙（Scolecodont），通常为有光彩的几丁质黑色，体微小，属微体化石。在北美虫牙可作奥陶纪、志留纪、泥盆纪地层划分、对比的标准化石（图11—4E）。虫牙分布广，奥陶纪至现代。

蠕虫动物的遗体化石很稀少，在地层学上一般作用不大，但它的遗迹化石，在一定的地质沉积条件下，可以富集在某一岩层中。尤其在滨海相地层，其他大化石少见，而蠕虫动物等形成的遗迹化石（如虫管、潜穴等）比较常见。同时在一定区域内可以利用遗迹化石划分对比地层。虫管、孔穴通常都开口在层面上，排泄物、爬痕也留在层面上。在构造复杂的区域，地层发生倒转，也可以利用管穴开口的正倒帮助确定地层的顶底面，进而有助于确定地质构造。

第十二章　苔藓动物门(Bryozoa)

一、苔藓动物概述

苔藓动物通称苔藓虫，是一种水生群体动物，个体微小，从身体的构造上看比蠕虫动物较为高级，具三胚层、真体腔，身体不分节。因群体外形很象苔藓植物而得名。且因营群体生活，故又名群虫（Polyzoa）。大部分苔藓虫生活在海洋里，极少数生活在淡水中。部分苔藓虫分泌钙质的硬体，能够保存成为化石。

软体构造　苔藓动物的群体，由许多个体组成，个体管状或囊状，其横切面直径一般不超过一毫米，长也仅数毫米（图12—1A），个体的前端有圆形或马蹄形的触手冠，上生有细长中空、具纤毛的触手，是摄食的工具。触手冠的中部是口，口通“U”消化道，系由口经食道而入膨大的胃，胃转折向上通入肠，肠的末端在触手冠附近开口为肛门。体壁与消化道之间为体腔，其中有控制和固定消化道的牵引肌和生殖器官等（图12—1B）。由于牵引肌的收缩，可使触手环及消化道的上部缩入体内。

苔藓动物具有性和无性两种生殖方式，多数为雌雄同体。有性生殖产生有纤毛的幼虫，游泳一段短暂的时间，就固定下来，经过变态发育为成虫，然后以出芽生殖方式发育成群体。苔藓动物的个体因分工而具有多形现象，群体常由几种不同的个体所组成。例如，现代苔藓虫往往具有专司营养、生殖、保卫等各种功能的个体，即有一般营养个体、卵胞、鸟头器等的分别。在化石中，苔藓动物亦有虫室，间隙孔、刺孔、卵胞、鸟头器等

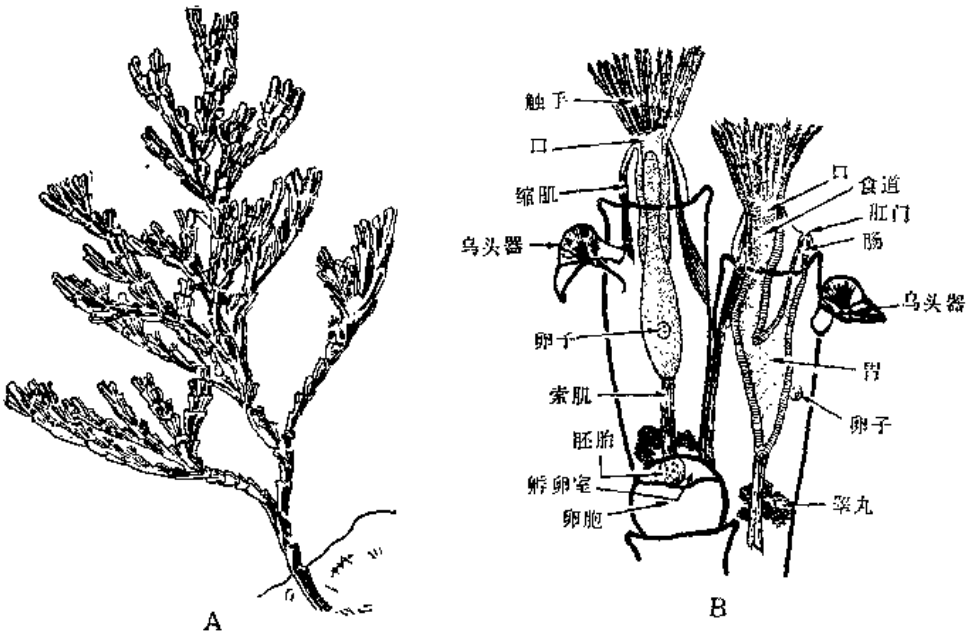


图 12—1　*Bugula*的构造

A—群体的形状（丛树状），B—个体构造　放大

构造。部分苔藓虫口部还有口盖，在触手冠等收入体腔后，口盖关闭以司保护，某些苔藓虫的口盖变化为鞭状器，司清洁和保护作用。

二、苔藓虫的硬体构造

苔藓虫软体的体壁外层，可以分泌胶质、角质或钙质的管壁，作为虫体栖息的地方，称为虫室。其中钙质的虫室可以保存为化石。虫室的前端或近顶端的开口称为室口，是虫体伸缩的通道，虫室口的形状各别，可与虫室等大或较小。在虫室口的上方，有的这类具有口盖，在虫室口的外围，有时有钙质的环状构造，称口围，口围上可具刺或结节等。在虫室口的后方的管壁上，由于管壁的增厚，弯曲而形成一新月形的外凸构造，称月牙构造，，有时因月牙的两端加厚，挤入虫室内部形成假隔板（图12—2）。虫室的形状各别，呈瓶形、梨形、箱形等，但多呈管状，故又叫虫管。虫管少数中空，多数具有把虫室分为若干段的横板，系个体阶段发育分泌的产物。有的类别在虫管内具有泡沫板，是由一些弯曲而不规则的薄板所构成。

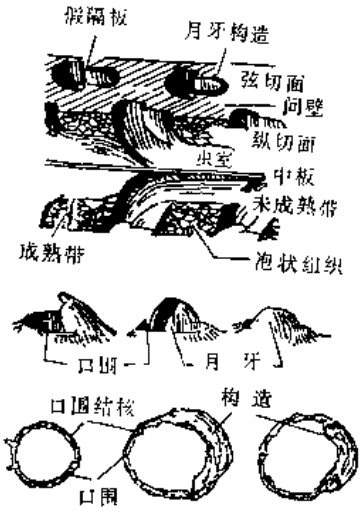


图 12—2 虫室口的构造

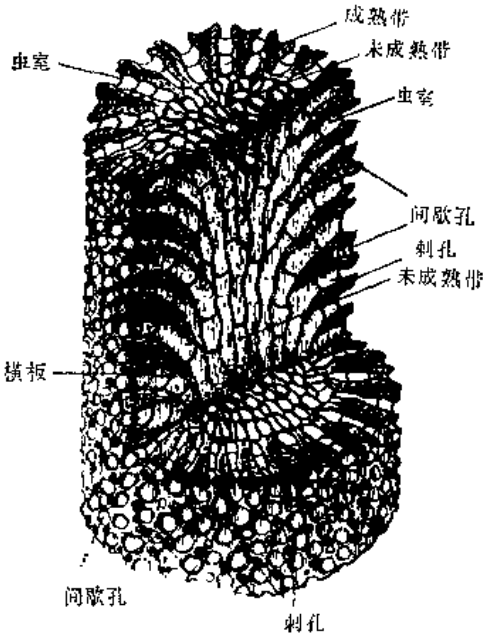


图 12—3 变口目苔藓虫的基本构造

虫室的形状多样，有时虫管的初生部分薄，横切面呈多边形，而成年以后由于管壁增厚，横切面呈圆形。许多苔藓虫在虫室之间分布着许多细管，这些不规则的多边形细管称为间隙孔。其特点是比虫室小，内部横板密集，并在复体的边缘部分发育。还有些苔藓虫的管壁上，特别是在多边形管壁的接触角上具有刺孔。刺孔是些与虫管壁平行而穿入壁内的针状微孔、里面常有钙质充填，在虫管的横切面上表现为黑色的小圆点或小圆圈（图12—3）。还有些苔藓虫在分散的虫室之间，充满着泡状组织（图12—4）。系由许多重叠的泡沫板所组成，是否为虫室的变态器官还不清楚，也可能和泡沫板一样，是一类支持构造。

苔藓虫虫室的形成，系由有性生殖的幼虫固着后，开始分泌呈圆盘状或半球状的硬

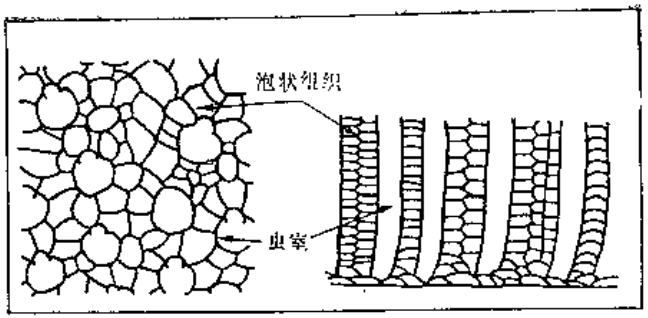


图 12—4　苔藓虫的泡沫状组织

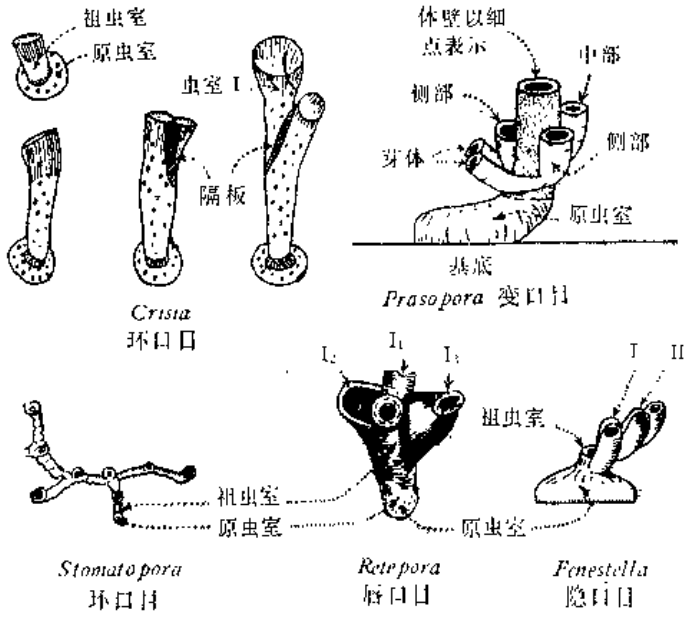


图 12—5　苔藓虫群体发育过程

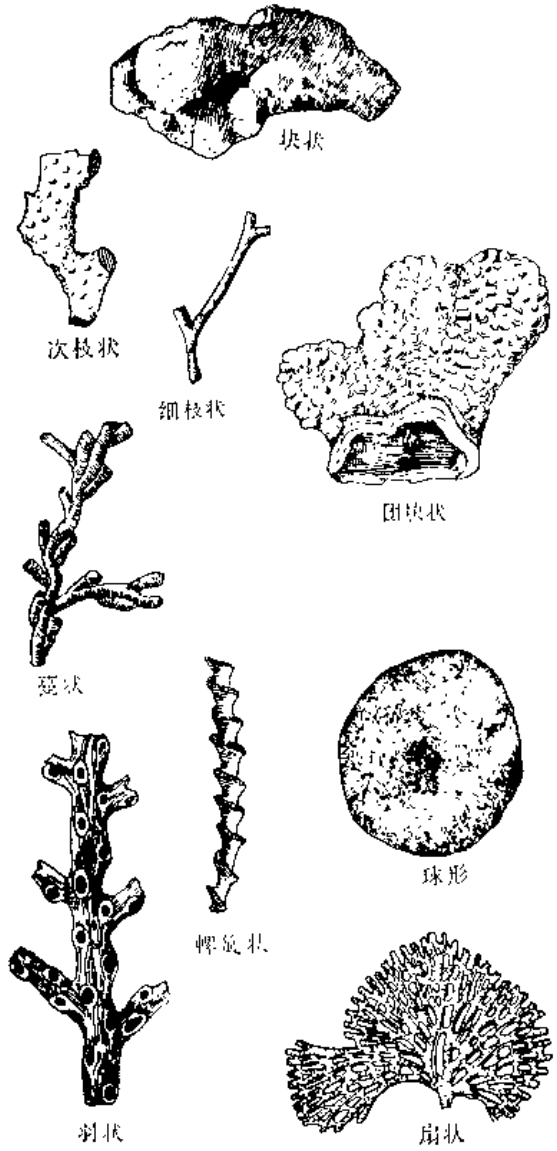


图 12—6　苔藓虫硬体的形状

体，称为原虫室，当幼虫变态之后，第一个无性生殖出芽的个体形成祖虫室，以后依次出芽生成其它更多的虫室（图12—5），总称复体，亦即是苔藓虫群体所分泌的骨骼。苔藓虫复体形状多样，主要由出芽的速度、方向、排列及疏密所决定，有枝状、网状、片状或薄层状，半球状、球状、不规则块状、以及螺旋状等（图12—6）。

苔藓虫复体中常见早期生成部分的虫管壁薄，横板稀疏，泡沫板、间隙孔及刺孔均不发育，至成年期生成部分的虫管壁加厚，横板变密集，泡沫板、间隙孔及刺孔发育，因此，早期生成部分为未成熟带，成年部分为成熟带。在多数枝状及块状复体中，未成熟带通常位于中央，成熟带位于边缘，故又分为中央区及边缘区。

在网状复体中，每个枝的中部有一条纵向凸线，称中棱，枝与横枝结成的网状空隙，称窗孔（图12—7）。网状复体有正，反面的区别，虫室口的一面称正面、反之为反面。

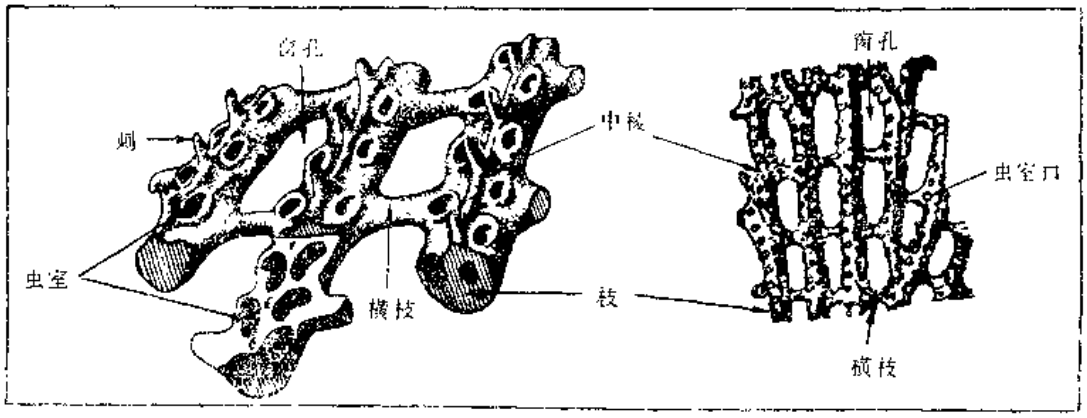


图 12—7　苔藓动物的网状硬体构造

在分枝状、块状等类复体的表面，常分布大致有一定规律的装饰构造。突出表面较高、顶部较尖的装饰，称尖峰；若突起较低、顶部较平称突起；若在复体表面稍稍凹陷或近圆形的小坑，分别称为凹面或斑点。它们可由正常虫室组成，但大部分都由较大的虫室、未成熟的虫室、间隙孔、泡状组织等所组成。

在薄片状复体中、复体分为两层，虫室以中间的薄板作为分界，相背生长，薄片称为中板（图12—2），（图12—16）。

三、分类及化石代表

目前所指苔藓动物门系指具有真体腔的外肛动物❶。根据触手环形状，口部特点及虫室壁的成分，群体特征等分纲。

（一）护唇纲（Phylactolaemata）

---

❶ 苔藓动物门过去划分为两个亚门（R. S. Bassler 1953）：
内肛动物亚门（Entoprocta）口和肛门均在触手环里面，虫体无钙质体壁，具假体腔，无化石。
外肛动物亚门（Ectoprocta）肛门在触手环之外，触手环圆形或马蹄形，体壁钙质或几丁质，个体具真体腔，有化石。奥陶纪至现代。
有些学者（L. H. Hyman等，1959）主张废弃苔藓动物门，而将上述两亚门提升为门。某些古生物工作者，如塔什（P. Tasch, 1973）等则主张仍用苔藓动物一名，但将内肛亚门分出，故目前很多学者所用的苔藓动物仅包括外肛动物亚门。

生活于淡水，触手环呈马蹄状，口部有唇保护，无硬体，故无化石。

（二）裸唇纲（Gymnolaemata）

生活于海水，触手环呈圆圈状，能分泌硬体，包括全部化石代表及一部分现生苔藓虫。奥陶纪至现代。

栉口目（Ctenostomata）群体具角质或胶质硬体，口圆，具栉状口盖，故名。虫室中无横板或泡沫板等构造。化石极少。奥陶纪至现代。

唇口目（Cheilostomata） 复体胶质、角质或钙质，室口有似唇的保护器官，并具有几丁质的口盖，虫室内部无横板、泡沫板等，但卵胞、鸟头器、鞭器常见。对于本目化石国内虽已发现，但尚未系统研究。中侏罗世至现代。

隐口目（*Cryptostomata*） 复体由钙质组成，外形绝大部分为网格状、扇形或漏斗状，部分呈枝状、螺旋状或羽状。通常由许多分枝构成，分枝平行排列，彼此分开，相邻两枝间有横枝相连，构成网状。虫室短粗，囊状或匣状，少数管状。虫室表面开口为外室的室口，真室口隐藏在硬体内部，故称隐口目（图12—7）。奥陶纪到二叠纪，三叠纪有孑遗。

Fenestella Lonsdale, 1839（网格苔藓虫）复体分枝状、扇形或漏斗状。分枝直或稍弯曲，枝与枝的间隔有一定距离，并有横枝相连，构成规则的网格，故名。每枝有虫室两列，室口分布在枝的正面，被中棱分开，中棱有时具结核或平滑。横枝（横靶）上无虫室（图 12—8）。志留纪至二叠纪，（?）三叠纪。

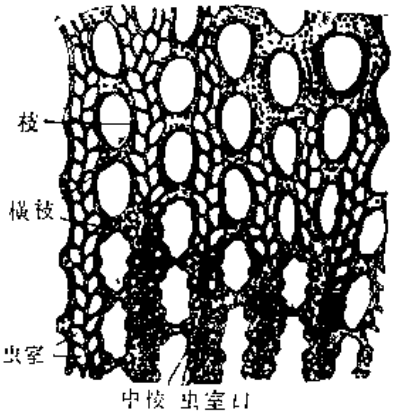


图 12—8 *Fenestella*

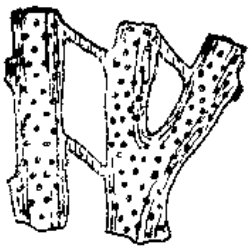


图 12—9 *Polypora dendroides* McCoy
硬体正面×5

Polypora McCoy, 1844（多孔苔藓虫）复体与 *Fenestella* 相似，区别在于本属每一枝上有虫室口 3—8 行，最多可达 12 行，无中棱，有时有一排突起。横枝上无虫室（图12—9）。志留纪至二叠纪。

Penniretepora d'Orbigny, 1849（羽苔藓虫）复体很纤细，在主枝上，以一定角度和距离分出较短的分枝，构成羽状，分枝之间无横枝相连。主枝和分枝均有二行虫室，主枝常具中棱（图 12—10）。泥盆纪至二叠纪。

Maychella Morozova, 1970（梅奇苔藓虫）硬体细枝状，表面有斑点或突起。室口卵形，有时具口围，排列规则，斜向分布成行。室口之间多间歇孔和刺孔，但有很少。无纵脊，硬体中心区的虫管彼此平行，但不形成轴管。体壁在中心区薄，边缘区厚，常融合。横板少或缺失（图 12—11）。二叠纪。

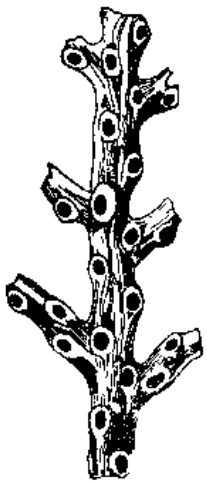
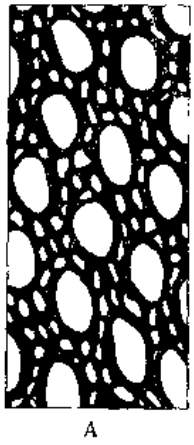
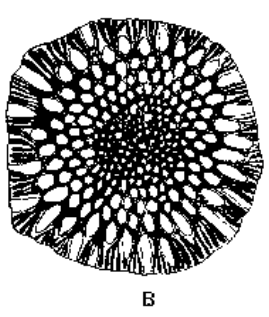


图 12—10 *Pennireteporapluma* (Phillips)
硬体正面×20





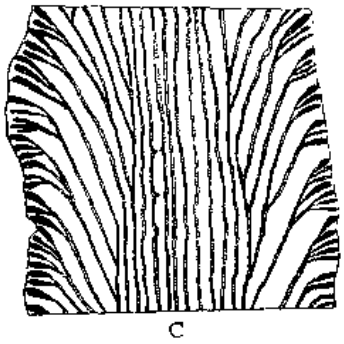


图 12—11 *Maychella qubuensis* Yang et Hsia
A—弦切面；B—横切面；C—纵切面，放大

Streblotrypa Vine, 1885（扭曲苔藓虫）硬体枝状，室口椭圆形或菱形，纵、横分布成行，在纵向相邻的两个室口之间，有数个圆形小间歇孔。未成熟带虫室壁薄，不形成轴管，成熟带体壁增厚（图12—12）。泥盆纪至二叠纪。

环口目（Cyclomata） 复体由钙质组成，形状多为蔓状，丛树状，薄层状，团块状，分枝状。虫室多为管状，室口圆形或卵形，一般无口盖，虫室内横板常不存在，虫室间有时具泡状组织或间歇孔。常具大于虫室的卵胞。奥陶纪至现代。

Fistulipora McCoy, 1850（笛苔藓虫）复体层状、块状、枝状等，表面具尖峰或突起，系由泡状组织或形状较大的虫室组成。室口圆，常具口围，虫管圆柱形，体壁薄，横板少或无。虫室间充填1行至多行泡状组织，月牙构造一般清楚，但未形成假隔板（图12—13）。志留纪至二叠纪。

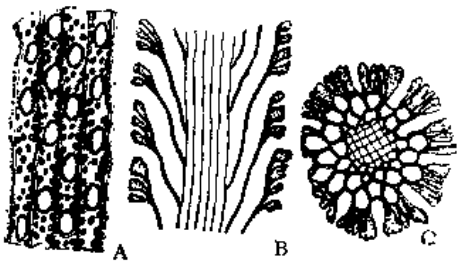


图 12—12 *Streblotrypa densa* Morozova
A—弦切面；B—纵切面；C—横切面；均放大

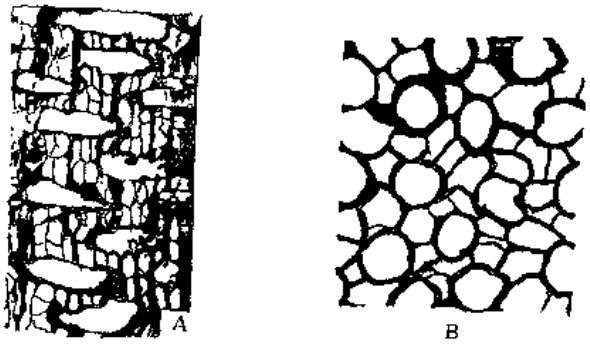


图 12—13 *Fistulipora tatouhuensis* Yang
A—纵切面×20　　B—弦切面×35

Fistuliramus Astrova, 1960（笛枝苔藓虫）硬体枝状。室口卵形或圆形。月牙构造的大小和形状不稳定。成熟带和未成熟带分界清楚。成熟带的泡状组织小，其中绝大部分或完全被钙质掩盖。未成熟带的泡状组织大，部分和虫管很难区别（图12—14）。志留纪至早碳世。

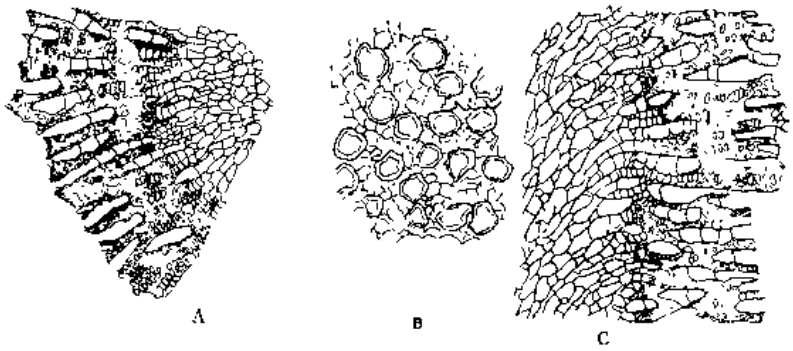


图 12—14 *Fistuliramus sinensis* Astrova
A—横切面×20；B—弦切面×16；C—纵切面×16

Dybowskiella Waagen et Wentzel, 1886（代宝斯基氏苔藓虫）复体层状，块状，枝状，或与其它生物互生在一起。内部构造与 *Fistulipora* 相似，但月牙构造特别发育，并形成假隔板（图 12—15）。泥盆纪至二叠纪。

Meekopora Ulrich, 1889（米克氏苔藓虫） 复体薄板状或扁平的分枝状，具中板，虫室从中板向两侧生长，两面开口，室口圆形或卵形，虫管被泡状组织分开。月牙构造不明显（图12—16）。志留纪至二叠纪。

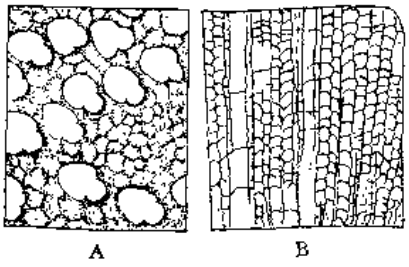


图 12—15 *Dybowskiella grandis* Waagin et Wentzel
A—弦切面×20 B—纵切面×20

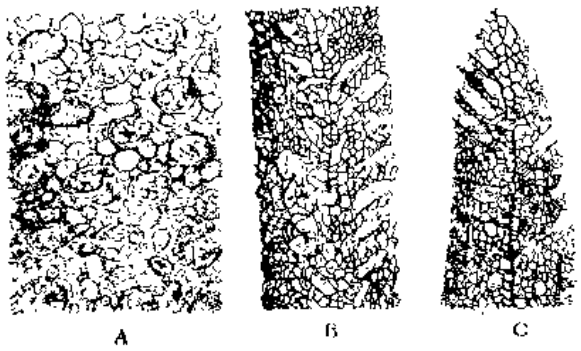


图 12—16 *Meekopora eximia* Ulrich
A—弦切面×20 B—纵切面×10 C—横切面×10

变口目（Trepostomata） 复体由钙质组成。形状为薄层状、板状、块状、球状、枝状，表面具尖峰、突起、斑点等。虫室为长圆管状或多角柱状。在发育过程中有未成熟区到区熟区的分别。未成熟区虫室呈棱柱状，壁薄，横板少。成熟区虫室呈圆柱状或棱柱状，壁厚，常发育次生虫室，多间隙孔和刺孔，横板较密而多。虫室内多发育横板，部分具泡沫板。虫室的体壁是独立的，当分界显著时称分壁，否则称合壁。奥

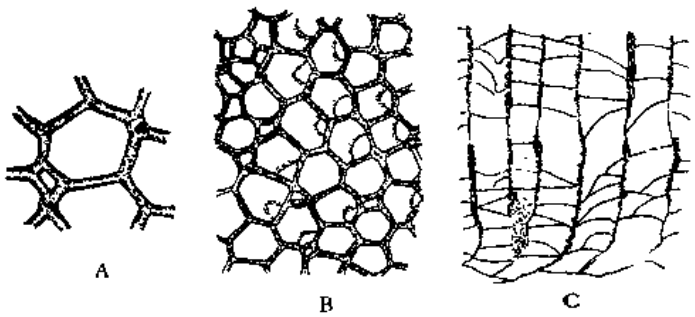


图 12—17 *Orbignyella sublamellosa* Ulrich et Bassler
A—弦切面×50 B—弦切面×25 C—纵切面×25

陶纪至二叠纪，三叠纪有孑遗。

Orbignyella Ulricn et Bassler, 1904（奥比尼氏苔藓虫） 复体薄层状、块状，表面有分布规则的尖峰。虫室多边形，体壁有局部加厚现象，横板直或弯曲，刺孔小，无间隙孔，但在尖峰附近有未成熟的虫室（图 12—17）。奥陶纪至泥盆纪。

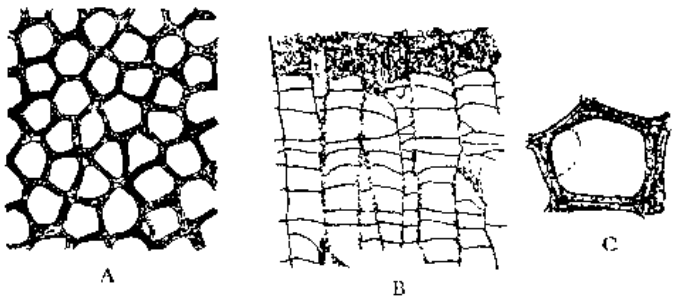


图 12—18 *Atactotoechus typicus* Duncan
A—弦切面×20 B—纵切面×20 C—弦切面×50

Atactotoechus Duncan, 1939（变壁苔藓虫）复体枝状到块状，表面有尖峰及斑点，斑点由大虫室组成，虫室口多边形，偶有小虫室，间隙孔缺失，刺孔小，少或无。体壁有间断加厚现象，在成熟带厚，组织致密，在未成熟带体壁薄，组织比较疏松。横板多，在成熟带密集，部分弯曲横板很象泡沫板（图 12—18）。早—中泥盆世。

Batostomella Ulrich, 1882（小攀苔藓虫） 复体小，分枝状，表面光滑。虫室细小，横剖面呈圆形成椭圆形。虫室壁在边缘区加厚。间歇孔或刺孔均多。横板少，直或微弯曲，主要集中在未成熟带到成熟带之间（图 12—19）。奥陶纪至三叠纪，以奥陶纪至泥盆纪为主。

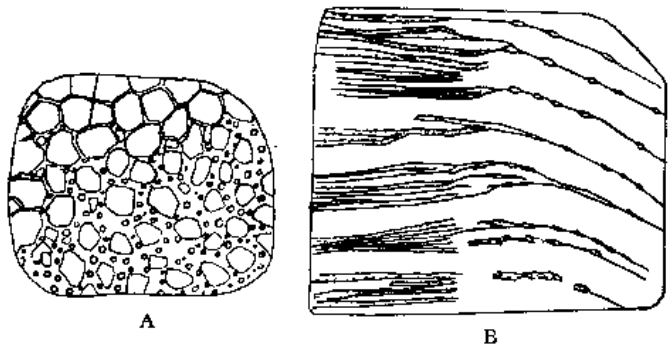


图 12—19 *Batostomella chinensis* Yang
A—弦切面×10，B—纵切面×20

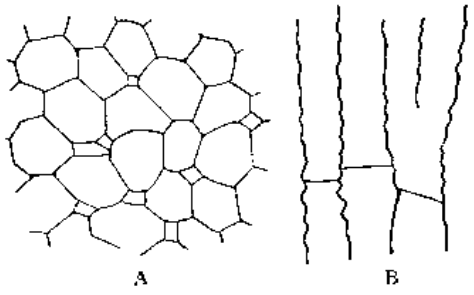


图 12—20 *Monotrypa undulatus* (Nicholson)
A—弦切面×20，B—纵切面×20

Monotrypa Nicholson, 1875（单苔藓虫） 复体块状、盘状、球状。虫室为多角管状。虫室壁薄，有时扭曲，成熟区与未成熟区差别不明显，无间歇孔及刺孔（图12—20）。奥陶纪至泥盆纪。

Hallopora Bassler, 1911（霍尔氏苔藓虫） 复体枝状或丛状，表面分布有规则的尖峰和突起，虫室为多边形管状，有时在成熟区变为圆管状，彼此完全为间歇孔隔开。无刺孔。成熟带始端的横板发育，在间歇孔中更密集（图 12—21）。奥陶纪至泥盆纪。

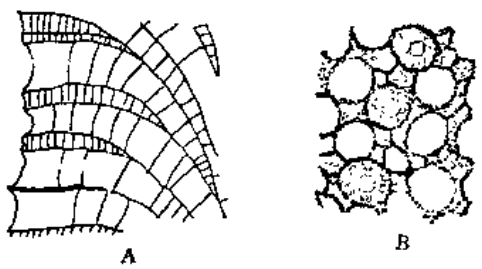


图 12—21 *Hallopora elegantula* (Hall
A—纵切面×20，B—弦切面×20

Paralioclema Morozova, 1961（副光枝苔藓虫） 硬体枝状，有时块状或丛树状。室口多边形或圆角多边形。成熟带体壁不均匀和局部肥大加厚，明显地表现出薄层状结构。刺孔很发育，大小不一（图 12—22）。中泥盆世至三叠纪。

Stenopora Lonsdale, 1844（窄管苔藓虫） 复体枝状、块状、薄层状、层状或叶片状，具尖峰或突起。室口圆形至椭圆形。未成熟带体壁薄，成熟带体壁厚，呈念珠状。刺孔很多，有大小两种。间隙孔少。横板完全缺失（图 12—23）。石炭纪至二叠纪。

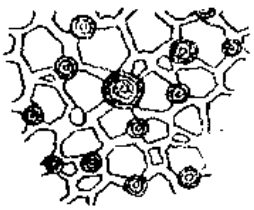


图 12—22 *Paralioclema minae* Morozoxa
弦切面×30

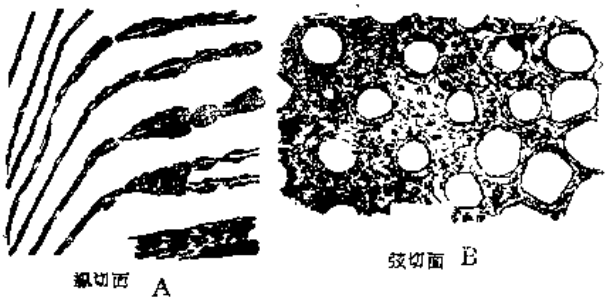


图 12—23 *Stenopora tasmaniensis* Lonsdale
A—纵切面×14 B—弦切面×14

四、苔藓动物的生态及化石保存特点

苔藓动物是水生群体动物，主要生活于海洋，仅少数几个属生活在淡水中。它们能够适应于各种温度及深度的环境。现生苔藓虫从滨海区的潮汐带直到 5500 米深海，从温暖海洋到极区海中均能生存。但是大多数苔藓动物繁盛于正常盐度和比较清洁的温暖的浅海中，一般在 25—60 米深的海水内为最多。

苔藓动物是底栖固着的生物，它能适应多种性质的不同海底，常常生长在腕足动物或软体动物的介壳上，有的附着在海藻上生长，且繁殖速度很快。在滨海潮汐带生活的苔藓虫，一般都在虫室口上具有坚实的口盖，以保护软体。在温暖浅海，它们可以高速繁殖，分泌大量钙质硬体，形成礁体，淡水里的苔藓虫都生存于江、河、湖泊中，无钙质硬壳，未能保存为化石。

由于苔藓动物具有适应多种生活条件的特点，因此，其化石的地理分布往往十分广泛，并在各种类型的沉积岩中均有发现，特别是在薄层灰岩中，或灰岩间夹的页岩中，常与珊瑚、腕足动物、有孔虫、海百合等化石共生。

五、苔藓动物的地史分布

在晚寒武世地层中曾发现过类似苔藓动物的化石，但经确证的苔藓虫化石是从早奥陶世开始。栉口目、环口目、变口目和隐口目在早奥陶世均已出现，中奥陶世开始大量繁盛。栉口目是最原始的一目，自奥陶纪出现以后，变化很少，化石不多，一直延续到现代，地层意义不大。环口目从奥陶纪出现后，在志留纪、泥盆纪繁演极快，石炭纪、二叠

纪一度衰退，侏罗纪、白垩纪达到极盛，以后一直保持繁盛，现存属种丰富。变口目在奥陶及志留纪达于极盛，晚古生代逐渐衰退，三叠纪时完全绝灭。隐口目在古生代不断地发展，至石炭纪，二叠纪达于极盛，二叠纪后期突然减少，至中生代初期绝灭。唇口目最早可能出现于中侏罗世，白垩纪中期大量发展，新生代达于全盛，现代海洋中非常繁盛（图12—24）。

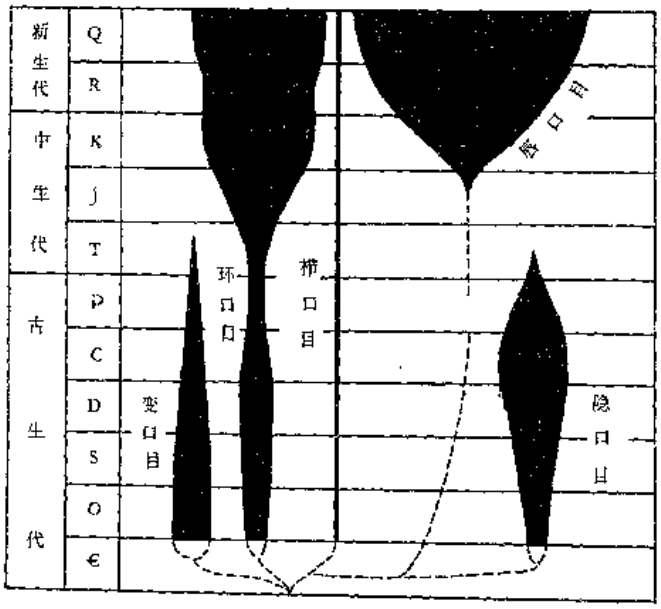


图 12—24 苔藓动物裸唇纲地史分布表

我国的苔藓虫化石地理分布广泛，目前发现有四个目的化石代表，其中以变口目化石最多，隐口目次之，再其次是环口目，而唇口目的化石，仅有少量的发现。另外，我国所发现的苔藓虫绝大部分都分布在古生代。奥陶纪及志留纪以变口目代表为主，泥盆纪和石炭纪以环口目、隐口目、变口目为主，二叠纪以隐口目代表最为丰富。

第十三章　腕足动物门(Brachiopoda)

一、概　　述

腕足动物是海生底栖，单体（无群体）群居，具体腔，不分节而两侧对称的无脊椎动物。体外被着两瓣大小不等的壳，壳质为钙质或几丁磷灰质。幼虫约有数天至两周的浮游期，其后即产生硬壳，以肉茎附着于海底营固着生活。也有以次生胶结物或壳刺固着于海底。自由躺卧。现代生活的腕足类约有 70 多属，260余种。腕足动物在地史时期曾相当繁盛，自寒武纪至第四纪均有化石记录，已描述的属已达 2400 多，种数超过 30000。腕足类化石在确定地质时代上有重要意义。

过去曾将腕足动物和苔藓动物与帚虫动物门统归为拟软体动物门，主要是根据胚胎期和成年软体的有些结构相似。但由于三者在成年壳体和生态等方面有很大区别，所以自四十年代后，都划分为独立的门。

二、壳的外形及定向

壳体定向　壳体是由大小不等的两瓣壳组成，壳后端多有小孔，称茎孔，肉茎由此孔穿出。具肉茎的瓣壳较大，称为腹壳，和它相对的较小的瓣壳，称为背壳，少数茎孔退化。一般腹壳较大，背壳较小（有时背壳也可以大于腹壳）。有茎孔（或三角孔）的壳喙一边为后方，壳喙为腕足动物最早分泌的硬体部分，腹壳和背壳都具壳喙，一般腹喙较大，喙旁边缘称为后缘。相对的一边即壳体增长的一方为前方，其边缘称前缘。壳的两侧边称为侧缘。

腕足动物壳体长度是从喙到前缘中间的距离；它的宽度是直交于长度线的，两侧缘间

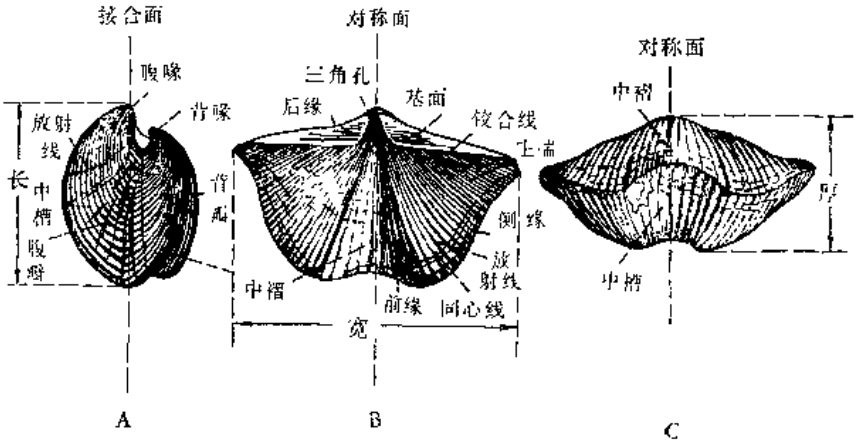


图 13—1　腕足动物的定向及硬体构造的部分名称 *Cyrtospirifer*（弓石燕）

A—侧视；B—背视；C—前视；× 1

的最大距离。厚度是直交于长度线和宽度线的，腹壳和背壳之间的最大距离（图13—1）。

腹壳和背壳之间的接触线称接合缘。壳体后部的接合缘是两壳铰合处称为铰合线或铰缘，或称主缘。壳体前部的接合缘称前接合缘。与前缘一致，但铰缘与后缘一般不是同一条线。通过四周接合缘的假想的平面称接合面。通过壳体长度线而垂直接合面的假想平面为壳体的对称面。

壳体外形　腕足动物外壳是从胚壳（原壳）开始，浮游的幼虫固着于海底物体以后，首先分泌两瓣极薄的胚壳。胚壳很小，一般直径在 0.05—0.60 毫米之间，属无孔的角质，但它在个体发育过程中逐渐钙化，很少保留原来的性质。胚壳形成后，动物的外套膜逐渐分泌壳质，壳体逐渐增大。壳体最后的外形取决于外套膜各部份分泌壳质的速率，一般前缘和侧缘壳的增长较快，后缘壳大多不增长或增长很慢。观察腕足类壳体的外形可分正视—从背壳腹壳方向观察（背视或腹视）；侧视—从侧缘方向观察，前视—从前缘方向观察。

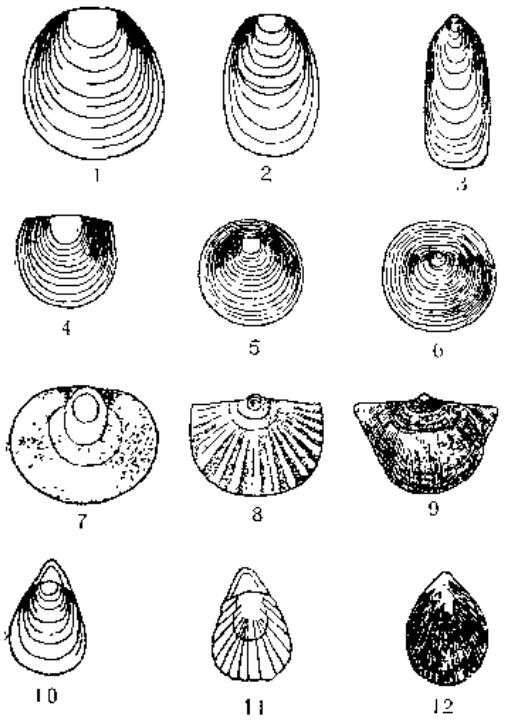


图 13—2　外壳生长过程

1.2.3. *Glottidia*, 4.5.6.*Orbiculoidea*（圆凸贝）7.8.9.*Leptaena*（薄皱贝）。10.11.12. *Terebratulina*（准穿孔贝）。1.4.7.10. 幼年期；2.5.8.11.中年期；3.7.9.12.成年期

1．正视　常见的有圆形，长卵形，三角形，五角形，方形，横椭圆形等（图13—2）。

2．侧视　因壳体两瓣凸凹程度的不同，一般可分为以下几种形态（图13—3）。两壳凸度近于相等时称为双凸型，如 *Yangtzeella*（扬子贝）；背壳凸度远大于腹壳的称为背凸型，如 *Atrypa*（无洞贝）；背壳近平而腹壳凸的称平凸型，如 *Orthis*（正形贝）；背壳凹而腹壳凸称为凹凸型，如 *Dictyoclostus*（方格长身贝）；幼年期背壳凹而腹壳凸，成年期壳体前部变为背壳凸而腹壳凹，称为双曲型或颠倒型，如 *Strophomena*（扭月贝）；背壳凸而腹壳凹，或背壳凸度远大于腹壳，腹壳在前部逐渐变凹，称为凸凹型或假颠倒型，如 *Schizophoria*（裂纹贝）；背壳作锥形，腹壳附着于它物的称凸平型，如 *Orbiculoidea*（圆凸贝）。在描述壳体侧视时，前一字指背壳，后一字指腹壳。

图 13—3　腕足动物壳体侧视

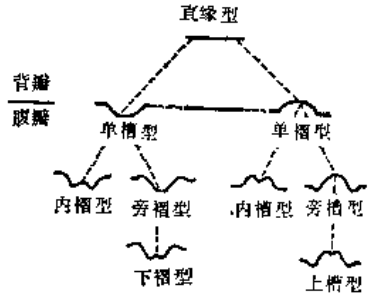


图 13—4　腕足动物两壳前接合缘的变化类型

上方为背，下方为腹

3．前视　腕足壳体的前接合缘有多种变化。前接合缘近直线称直缘型，常见于无铰纲和穿孔贝目的某些种属，如 *Lingula*（舌形贝）。但常常由于壳面前部存在隆褶和凹槽，使前接合缘呈现复杂的情况。沿壳面中央至前缘的隆褶称中褶或中隆，凹槽称中槽；中褶、中槽上还可以有次级的褶、槽。背壳有一个中褶，腹壳有一个中槽，前接合缘向背方拱起，称为单褶型，如 *Cyrtospirifer*（弓石燕）等石燕类中所见；反之，背壳有一个中槽，腹壳有一个中褶，前接合缘的背方凹陷，称为单槽型，如 *Rhaetinopsis*（似瑞梯贝）等穿孔贝中所见。腹壳中槽的中线有一次级隆褶，而背壳中褶的相应位置有一次级凹槽，其前接合缘称内槽型或称槽褶型，如 *Rhaetina*（瑞提贝）的属型种；内槽型的相反型式，背壳中槽的中线有一次级隆褶，而腹壳中褶的相应位置有一次级凹槽，称内褶型。单褶型的背壳中褶两旁有次级凹槽称旁槽型；旁槽型前缘的背壳中褶中线上又有凹槽，称为上槽型。单槽型的背壳中槽两旁有次级隆褶称为旁褶型；旁褶型前缘的背壳中槽内的中线处又有次级隆褶，称为下褶型。

三、软体结构的解剖

据现代腕足动物的解剖可以得知：软体居于两壳瓣的空腔内，它的最外部是两片外套膜，围成体腔，体腔为真体腔。体腔内有横隔膜分成内脏腔和腕腔两部份。内脏腔位于体腔后部，约占三分之一的位置，主要为内脏所占。腕腔位于体腔前部，主要器官为纤毛腕。

腕足动物的消化器官、神经系统、生殖腺、心脏及循环系统等大部限于内脏腔内（图13—5）。另外，还有肌肉系统、外套膜、肉茎等，现分述如下：

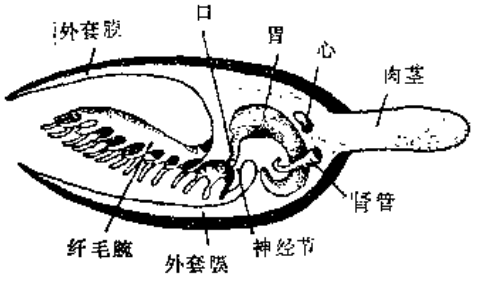


图 13—5　腕足动物沿对称面的切面图解

1．消化器官　口位于纤毛腕之间，在横隔膜中央呈横裂缝状，口通入食道、胃和肠；肝与胃相连，无铰纲的肠末端有肛门；具铰纲的肠连腔壁为盲端，粪粒从口中排出。

2．神经系统　围绕食道的神经环是腕足动物的神经中枢，神经延伸到纤毛腕和外套膜上。

3．循环系统　血管能收缩的部分构成心脏，心脏位于胃的背方，血管开口于体腔中。血液无色，可凝固但无细胞。

4．生殖腺　腕足动物是雌雄异体，但两性个体在形态上并无区别；少数雌雄同体。生殖腺在体腔上皮中发育形成，常有两对生殖腺囊（卵囊或精囊），背方和腹方各一对。生殖腺在化石上的痕迹，称为生殖腺痕。

5．排泄系统　有一对或两对肾管，肾管一端通体腔，另一端通入外套腔，肾管兼司生殖输管的作用。

6．肌肉系统　腕足动物的肌肉系统主要集中在内脏腔内，司壳的开闭作用。无铰纲的肌肉系统比较复杂，以现代 *Lingula*（舌形贝）为例，有开肌、闭肌、前旋肌、后旋肌，侧动肌（图 13—6）以及肉茎的伸缩肌等；其肌肉之伸缩，不仅能使两瓣开闭，且能使两瓣前后，左右相对运动。具铰纲由于有铰合构造，两瓣不能作左右前后移动，所以没有前、后

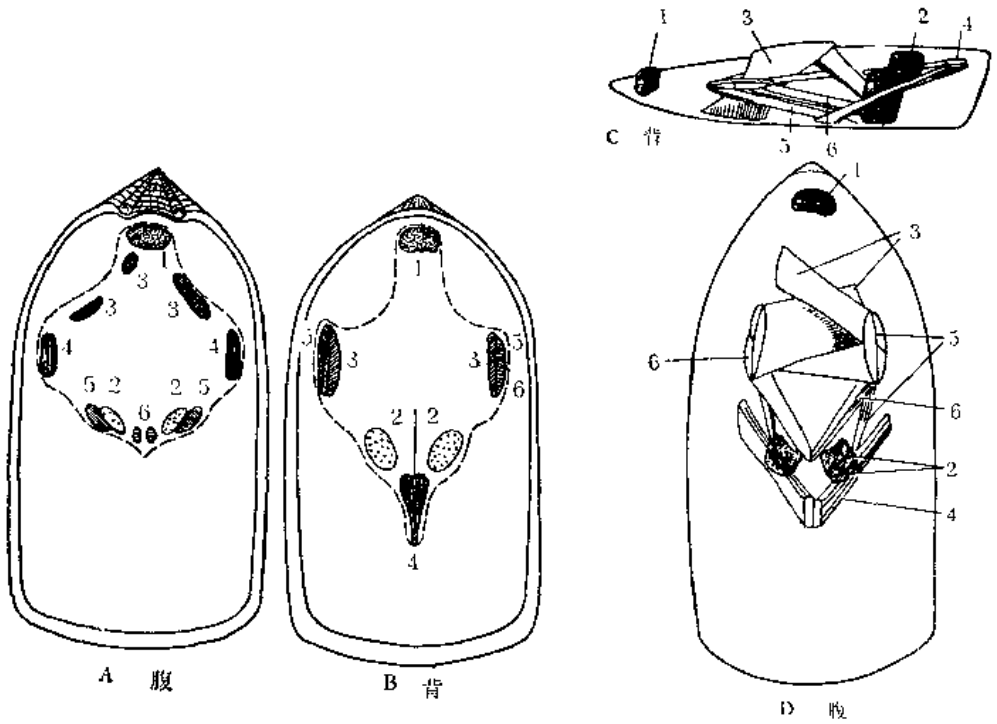


图 13—6 舌形贝的肌肉系统

1—开肌；2—闭肌；3—侧动肌；4—后旋肌；5—外侧前旋肌；6—中侧前旋肌

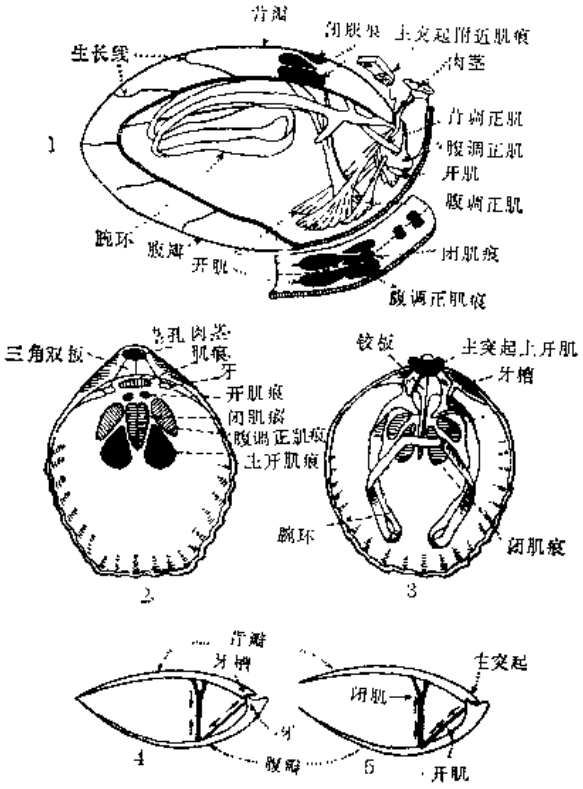


图 13—7 现代穿孔贝类 *Magellama*（海杓贝）的肌肉系统

1—壳的大半；2—腹瓣内部；3—背瓣内部；4.5—开肌，闭肌伸缩与两瓣开闭的关系

旋肌和侧动肌。以现代 *Magellania*（海杓贝）为例（图13—7），其肌肉系统包括开肌、闭肌及调整肌。有一对开肌和一对付开肌，开肌一端连接在背瓣的主突起上，另一端位于腹瓣的闭肌前侧；付开肌一端在背瓣主突起上开肌的紧后方，另一端位于腹瓣的后部。一对闭肌位于腹瓣内脏腔中部，在背瓣分为两对。壳后部有五个肉茎调整肌，五个肉茎调整肌的一端连接肉茎的肌肉，其中三个的另一端位于腹瓣的后部，两个位于背瓣主突起前方。

腕足动物开肌收缩时，闭肌即伸长，使两瓣前端张开，各肌肉松弛时，壳即紧闭，所以具铰纲的壳体由于有铰合构造，动物死亡后两瓣常是闭合地保存为化石。

肌肉在化石上的痕迹称为肌痕。

7．外套膜　是半透明的薄膜，复于壳体整个内表面，包裹内脏腔，而在腕腔前部伸展成为腹、背两叶。外套膜的外层细胞有分泌壳质的功能，壳壁的外层是由外套膜边缘的外层细胞所分泌，壳壁的内层是由外套膜

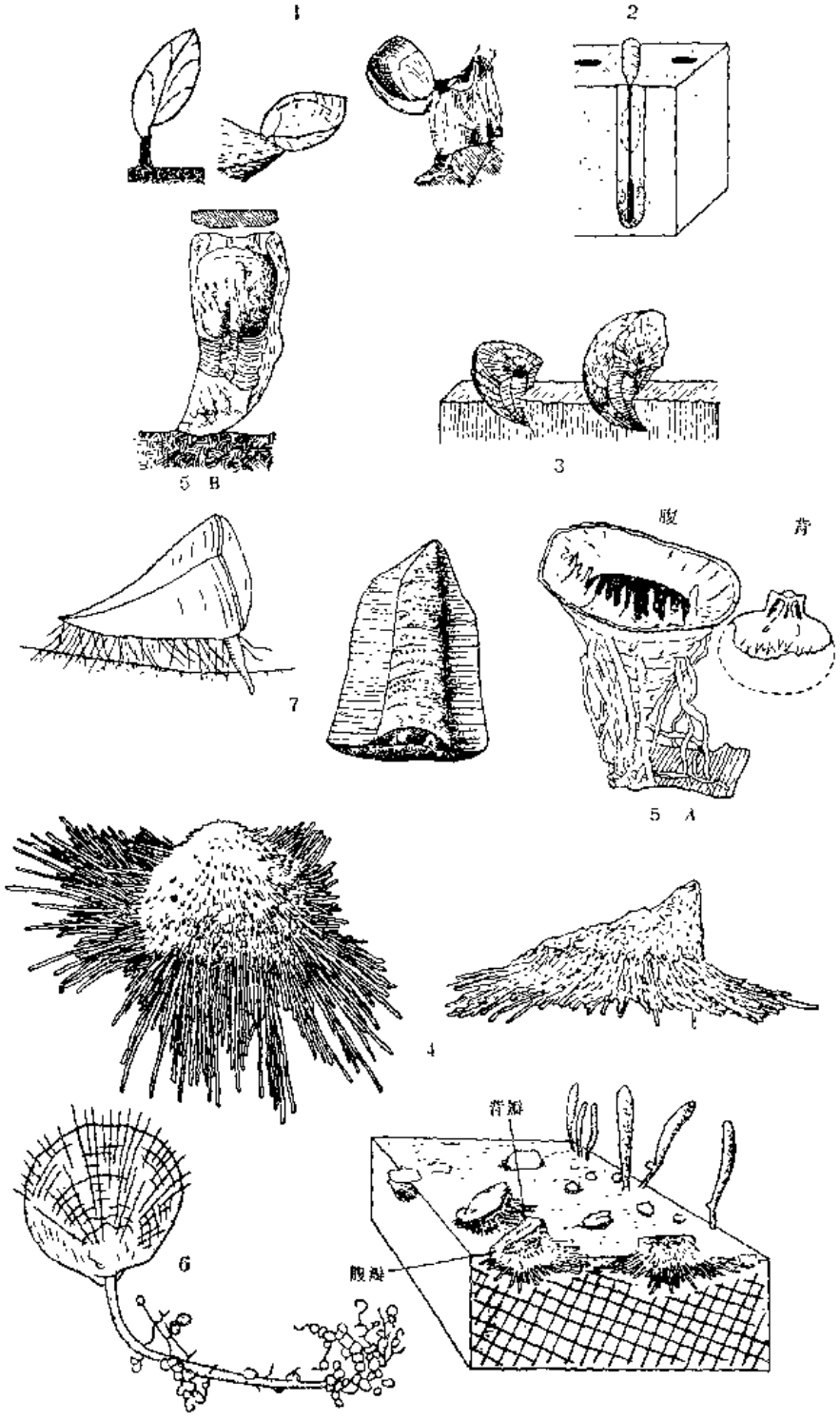


图 13—8　腕足动物的固着方式

1—现代穿孔贝类 *Terebratulina*（准穿孔贝）生活的三种状态：直立；背瓣向下；腹瓣向下。2—现代*Lingula*（舌形贝）生活状态。3—*Cliambonites*（倾脊贝）喙部楔入土层的状态。4—硅化的 *Waagenoconcha*（瓦刚贝）所保存的刺，以及生活时用刺锚在底层的情况。5—*Prorichthofenia*（前李希霍芬贝）A．用根状刺固着的情况，B．腹瓣和背瓣的纵切。6—现代穿孔贝类 *Chlidonophora chuni* 肉茎及茎丝。7—*Thecocyrtelloidea tubulosa*（细管似盒弓形贝）的丝茎管和茎丝伸出的情况

整个外层的表面细胞所分泌。若干腕足动物外套膜的外层，遍布乳头状的小突起，伸入壳层，但不穿过壳的表层，形成疹质壳。有人认为乳头状小突起可能具感觉功能。

外套膜中常有 2—4 对（腹叶和背叶各 1 对或 2 对）膜脉管，从内脏腔伸出，向四周作多次分枝。膜脉管有输送体液和呼吸的功能。膜脉管的组合形式随科、目而不同，在化石中有时显示膜脉管的痕迹，称为膜脉痕。长身贝类的膜脉痕有重要的时代意义。

8．肉茎　是动物体固着于外物的器官，一般是一根粗的肌肉柱。肉茎通过腹壳后部的茎孔，或通过两瓣之间的茎沟通向体外。现代无铰纲 *Lingula* 的肉茎甚长，可达 10 厘米，近基部的末端逐渐变细，基部膨大，固着在沙穴内。现代深海的穿孔贝类 *Chlidonophora chuni*（Blochmann）肉茎约二倍于壳长，并在肉茎末端生有线状“须根”。一般肉茎的“须根”在化石中不易留下痕迹，三叠纪化石 *Thecocyrtelloidea*（似盒弓形贝）的三角板上具多排茎丝管，通入三角板内，三角板底部有半圆形孔，是主肉茎孔，估计肉茎和茎丝构成一个复杂的固着器官（图 13—8）。

有些腕足类缺乏肉茎，或在成年期后萎缩。

9．纤毛腕　腕腔内有两条环状或螺旋状的纤毛腕，四周有细密的纤毛，纤毛腕自口部两侧弯转前伸，其上有食物沟通向口部，纤毛腕的挠动和纤毛的蠕动，造成水流循环，将食物送入口内。并具呼吸的功能。

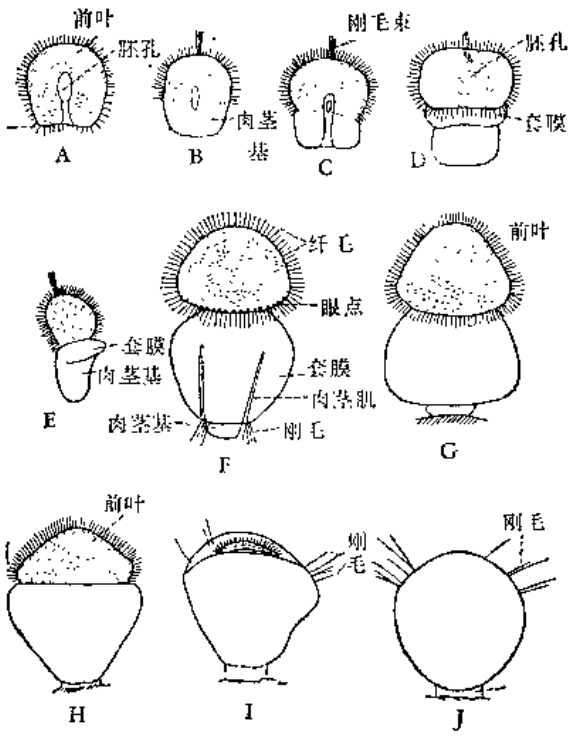


图 13—9　现代小穿孔贝 *Terebratella inconspicua* 的胚胎发育

A—C．原肠胚后期；仅前叶，未分节，后来长出尾部的肉茎基。D—E．胚孔闭合，出现套膜。F 成熟的幼虫，具眼点，一对刚毛，一对肉茎肌 G．幼虫固着在外物上。H．套膜开始反转。I．套膜完全反转。J．头部（即前叶）完全为套膜所包围，出现钙质壳

上述软体在化石中保存的肌痕（图13—11，C、D）、膜脉痕（图 13—11，D）、生殖腺痕，以及肉茎通过的茎孔和纤毛腕附着的腕骨等，在化石鉴定上有重要意义。

幼虫的个体发生　从现代的 *Terebratulina*（准穿孔贝）的研究知道，腕足类的受精卵形成微小的幼虫，能游泳，纤毛逐渐增多，幼虫身体分头节、胸节和尾节。幼虫经过很短的自由生活后，用尾固着海底，后来长出肉茎，位于胸节的外套膜反转向上包围了头部，外套膜分为腹、背两叶（图13—9）。舌形贝的肉茎从腹部外套膜长出，外套膜不反转。鞘壳贝类的 *Lacazella* 肉茎从尾节长出，但仅外套膜的背叶反转。

四、硬体的基本构造

腕足动物主要是硬体保存为化石，硬体基本构造的识别在化石鉴定中殊为重要。

（一）外部构造及装饰

1．壳面装饰（壳饰）　除少数腕足类壳面平滑无饰（可有不明显的同心生长线）外，大多数具有壳饰，大体上可分以下几类：

同心状壳饰　在壳体增长过程中，由于迟滞停顿的生长阶段，或由于外套膜的外层边缘细胞的生长状态的变化形成同心状排列的壳饰。细弱的线纹叫同心纹，较粗的叫同心线，更粗而显迭瓦状的叫同心层（图 13—10E），粗而成波状起伏的叫同心皱（图 13—10D）。从同心状壳饰可以看到壳体增长的历史。

放射状壳饰　自壳喙附近向前缘和侧缘放射的壳饰，也依粗细程度而命名；粗强的壳饰，不仅见于壳面外部，而且影响壳的内面时叫放射褶（图 13—10C）；如仅见于壳面外部而内面平滑时，叫放射线（图13—10B）；特别细小而往往多次分叉的叫放射纹（图 13—10A）。放射状壳线代表外套膜前缘起伏褶皱的情况。线纹的排列组合疏密不一，繁简不同，或分枝或穿插或呈束状。放射壳饰与同心壳饰可彼此交会形成方格状或网格状壳饰。

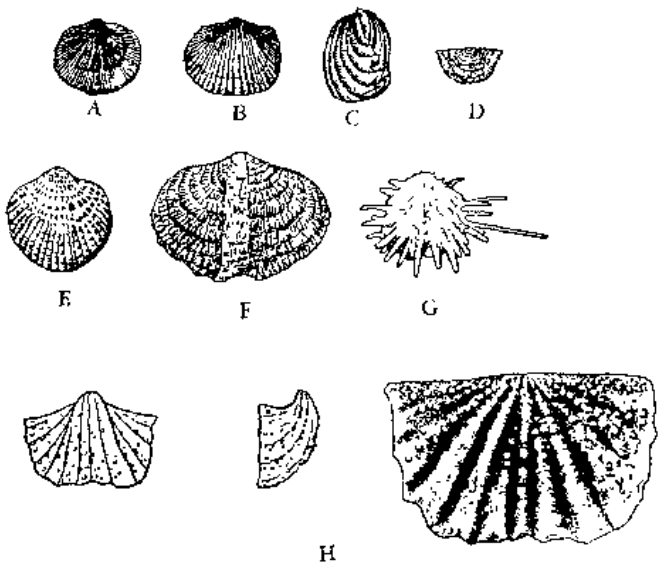


图 13—10　各种类型的壳饰

A—放射纹（*Dalmanella* 德姆贝）；B—放射线（*Orthis* 正形贝）；C—放射褶（*Camarotoechia* 穹克贝）；D—同心皱（*Leptaena* 薄皱贝）；E—同心层（*Atrypa* 无洞贝）；F—壳刺（*Elytha* 爱莉莎贝）同心状排列；G—壳针（*Avonia* 阿翁贝）排列不规则；H—放射状排列的壳刺（*Qingyenia* 青岩贝）

刺状壳饰　某些腕足动物，特别是假珍壳的长身贝类，壳面上可发生刺状壳饰，细短的为壳刺，粗长的为壳针。刺针的残留物或不发育的刺状突起，细的叫壳粒，粗的叫壳瘤。此类针刺一般多见于放射状与同心状壳饰的线褶的交会点，也有遍布整个壳面，或作同心状（图13—10F）或作放射状（图13—10H）或不规则的排列（图13—10G），有时仅见于壳体后缘的两侧，独自成行，如 *Chonetes*（戟贝）等称后缘刺（图 13—34）。针刺见于腹壳者为多，作为固着工具。

微细壳饰　除上述壳饰外，尚有借助于放大镜和双目立体镜才能观察到的微细壳饰。微细壳饰有网格状、细粒状、鳞片状，以及细放射纹等，在化石分类中有一定的意义。

2．茎孔附近构造　腕足动物后方肉茎孔附近的构造，在不同类别中变化复杂，是分类的重要根据之一。

壳的最后端为喙部，腹瓣、背瓣均有壳喙，一般腹喙较明显，喙或尖耸或弯曲。两瓣铰合处叫铰合线或铰缘，铰合线或长或短，或直或曲。铰合线两端为主端，主端或圆或方，或展伸作翼状。自壳喙向两侧伸至主端的壳面为壳肩，呈棱脊状的壳肩又叫喙脊。腹瓣与背瓣的后部，壳肩与铰合线包围的三角形壳面称为基面（图 13—11），通常腹基面发育，背基面较小或不发育。基面可平可曲，大小不一。类似基面但界线不明确的称假基面，完全由肉茎分泌的壳后部的加厚称闾面。腹喙下，基面中央有一个三角形孔洞，是肉茎外伸之处，称三角孔，有时背瓣也有，称背三角孔（图 13—11B）。三角孔经常部分或全部被覆盖，覆盖物的形成有两种方式：第一种是以茎孔前方长出一个平的或凸形板，盖住三角孔的大部或全部，此板在胚壳阶段已存在，叫三角板。背瓣上的叫背三角板。第二

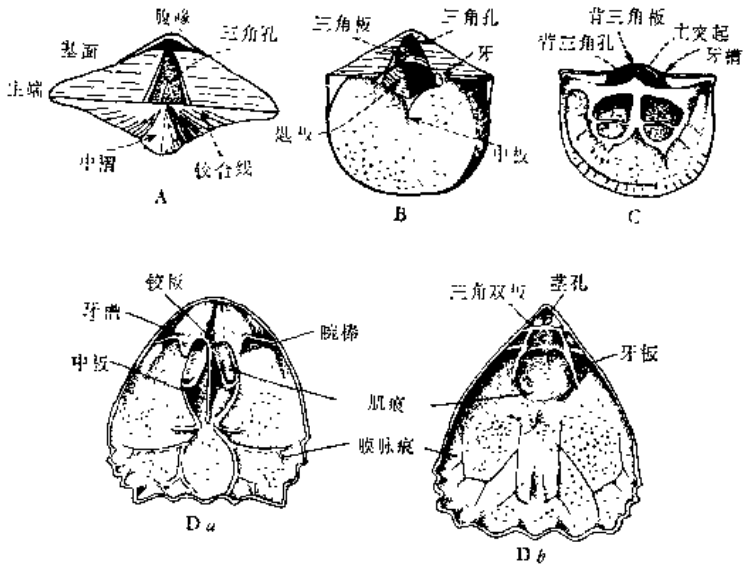


图 13—11 腕足动物硬体基本构造

A.*Spirifer*（石燕贝）后视，B.C, *Clitambonites*（倾背贝）的腹瓣内部和背瓣内部；D. *Diholkorhynchia*（双槽嘴贝），a背瓣内部，b腹瓣内部

种是肉茎前方，有两块三角板，自三角孔两侧向中心生长，逐渐闭合，这是由外套膜分泌而成，与三角板的成因不同，叫三角双板（图 13—11D b）。有时三角双板胶合成一块整板，有时分离而有明显的缝线，甚至裂隙。有时三角板与三角双板在同一个体中出现，形成三块板，三角板两侧的三角双板又可叫付三角板。

（二）壳的成分和结构

腕足动物外壳按其物质成分可分为两类：

几丁磷灰质壳，如 *Lingula*）舌形贝），它的表层是有机质薄膜状角质层，内部是几丁质和磷灰质或钙质互层（图 13—12 C），但在有些类别中，不分层如 *Discinisca*（碟形贝），其壳中的磷灰质均匀地分散在几丁质中。还有的类别全是几丁质，不成层，如*Acrothele*（乳房贝）。

钙质壳，具铰纲及腕铰纲腕足多为钙质壳，结构比较复杂，一般为三层不同物质所组成（图13—12 A）：（1）表层一为有机薄层，具蜂窝状结构，见于现代腕足类外壳的表面，化石上不易保存，但有时能见微小的多边形凹痕；（2）钙质外层一为隐晶质或很细的方解石纤维，纤维长轴平行晶轴 C，垂直于壳面，厚度均匀，为外套膜边缘外上皮细胞分泌，沿壳缘生长，决定壳形和壳饰；（3）钙质的内层一分微片状（图13—13.4）、纤维状、棱柱状三种情况，但方解石晶体 C 轴仍与外层一致，有人认为棱柱状层是第三钙质层（图13—12 B），有人认为棱柱状层是纤维状的变异，纤维变粗而成。内层是外套膜上上皮的立体细胞分泌的结果，填平外层的起伏不平。除上述三层外，有的类别还可有次生层或偶生层，由不规则分泌形成的壳层。

壳质的微细结构可分为疹壳，假疹壳与无疹壳三类：

疹壳　由外套膜的乳头状突起或细微的盲管，穿过钙质内层伸入钙质外层，形成细管状结构（图13—13，1、2、3）。

假疹壳　内层中分散的针状突起，被壳质层层包围，呈尖锥状隆起，当外层磨蚀后，尖锥处成凹孔，易误为细孔，因此叫假疹壳。也可因内层不规则的圆锥形隆起形成假疹，而无分散的针状突起（图13—13，4、5）。

无疹壳　壳质致密无孔。

（三）壳内构造

腕足动物壳的内面为软体附着的地方，构造复杂，尤以背瓣，在分类上有重要意义。

1．铰合构造　腹瓣三角孔的前侧角，各有一个突起称为铰牙或牙（图 13—11 B，图

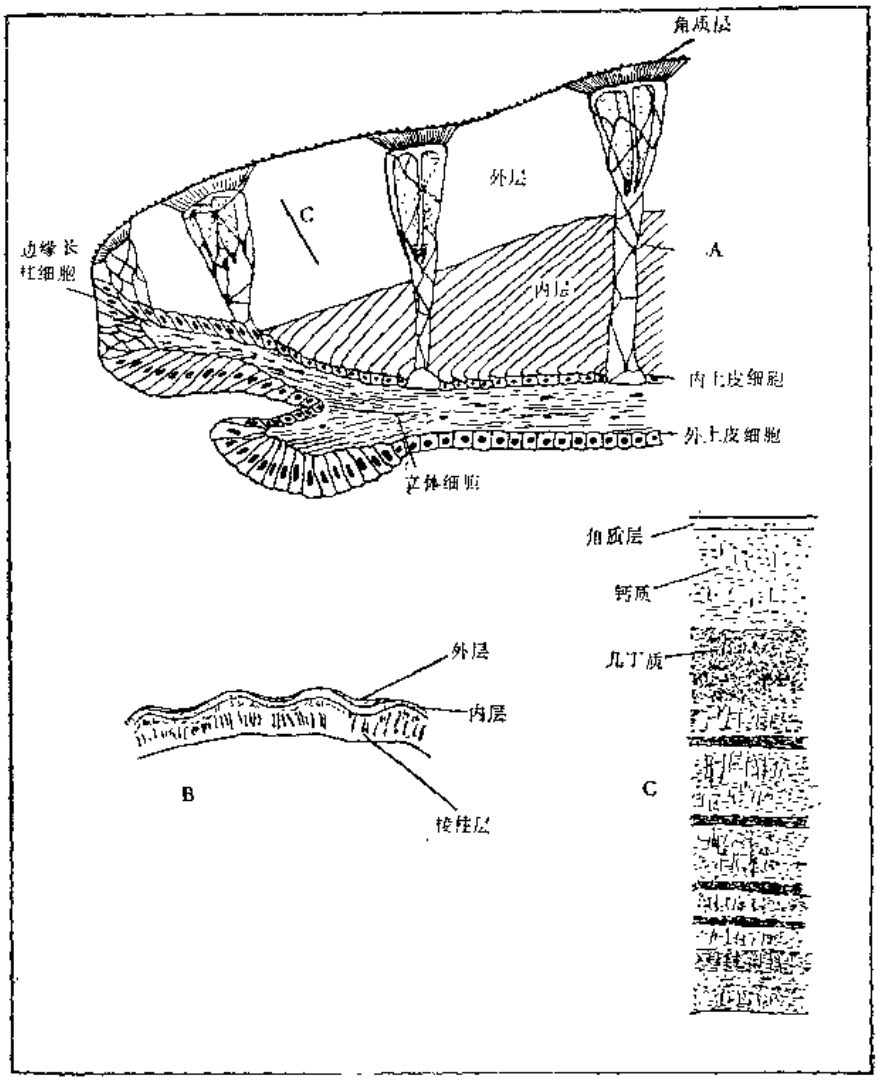


图 13—12　壳层和壳层生长情况

A．穿孔贝类壳层和外套膜切片，图中C为晶轴方向；B.*Conchidium*（壳房贝）腹瓣切面，C．舌形贝壳的切面，为几丁质与钙质互层

13—14)。铰牙之下，沿三角孔的侧缘，向后向下延伸的一对支板，称为牙板(图13—11D，图13—14)，牙板大多与壳底相连，但也有悬空而不达壳底的。两牙板间的空腔称为三角腔。有时牙旁还有次级的牙，称付铰牙（图 13—14)。

牙板相向延展，联合为匙状物，称为匙形台或匙板（图 13—11B)，为肌肉附着处。匙形台下可有中板支持，或者直接附着于壳底。

背瓣三角孔的前侧角，各有一个深的凹窝，承纳腹瓣的铰牙，称为铰窝或牙槽。承纳付铰牙的次级窝称付牙槽（图 13—14；图 13—11C、D)。牙和牙槽两侧的铰缘上有较小的突起和凹窝，排列成行，或见于全部，或仅见于一部，称为铰缘锯齿构造(图13—31)。

牙和牙槽是腕足动物两瓣相互铰合的枢纽，是开闭作用的支点。

2．主基　是背瓣后部，包括牙槽、铰板、腕棒基和主突起等的综合名称。牙槽内缘向中间延伸的板状物称铰板（图 13—11D、图 12—14)。两个铰板或在中央胶合，或者彼此分离。腕基（图13—14）即生长在铰板上，一般位于每个铰板的中部，腕基到牙槽的铰

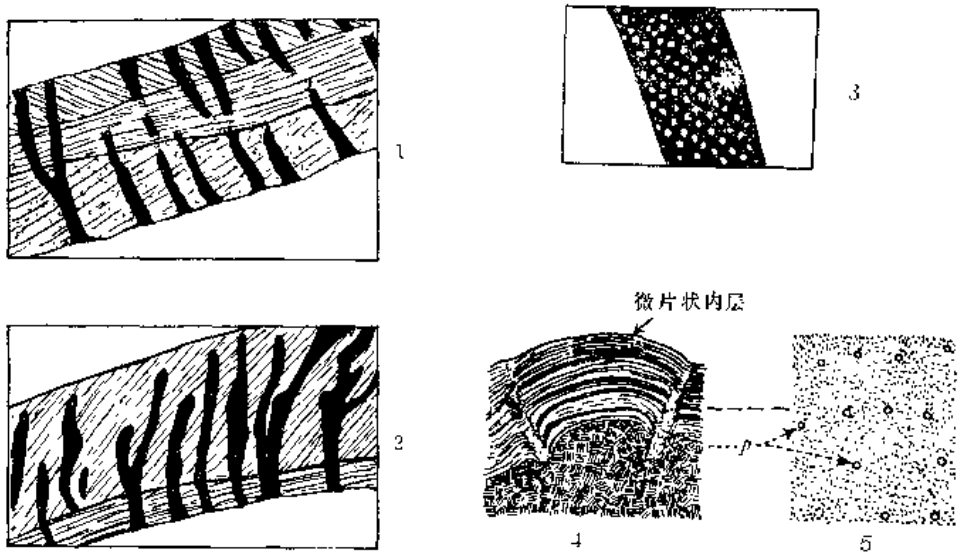


图 13—13　疹壳与假疹壳

1,2,3,疹壳，×32。4,5,假疹壳

1. *Nudispiriferina*（裸准石燕）垂直壳的显微薄片，穿过外层和内层的壳疹，个别分叉；2.3. *Qingyenia*（青岩贝）垂直壳的显微薄片和立体镜下的壳疹。4.5. *Strophomena*（扭月贝）的假疹，P. 针状突起和壳表的凹孔，针状突起处钙质微片状内层歪曲。

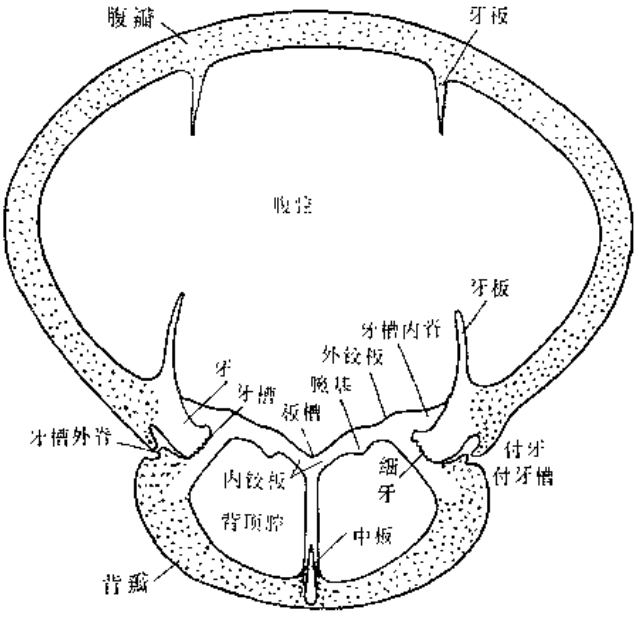


图 13—14　穿孔贝类的横切面示意图。示壳内构造

板叫外铰板，自腕基向壳中线的铰板叫内铰板。腕基下有时有支板，称腕基支板。有时背瓣中线上有一中板，中板与两铰板连接形成“V”形小腔名为隔板槽；中板与两腕基支板连接形成的“V”形小腔称腕棒槽，两者统称为板槽（图13—14）。背喙下有一突起叫主突起，一般成圆形，有时分叉（图13—15，图13—31，图13—34）。

主基与内脏腔中软体的关系密切，在化石分类和鉴定上极为重要。

3．腕骨　是纤毛腕的支持骼架，有四种基本类型：腕棒、腕环、腕螺和腕脊。腕骨附着的基点为腕基，位于铰窝内侧的铰板上，从腕基长出的棒状物称腕棒（图13—11D），腕棒形态不一，可呈短棒状、钩状、镰刀状、锤状等。起悬挂纤毛腕的作用。腕棒向前伸展，两腕棒在前方连接形成环带状的腕骨称腕环（图13—7.3）；自腕棒向前伸展的带状骨称降带，降带向腹方折转并向后延伸为升带，在末端两升带连接成环状，中间的连接带称横带；简单的腕环只有降带和横带，无升带；腕环可生长小骨刺。自腕棒向前作螺旋状延伸的称腕螺，与

腕基连接的第一个螺带称初带，在初带上连接两腕螺的称腕锁。腕螺有三种类型：

（1）石燕贝型：初带向前伸展，腕螺顶指向主端。

（2）无窗贝型：初带向前伸展，腕螺顶指向两侧。

（3）无洞贝型：初带向两侧缘延伸，腕螺顶指向背方。

腕脊是腕骨附着于背壳内面成脊状突起，或成棒形或成环形。如在鞘壳贝中所见。

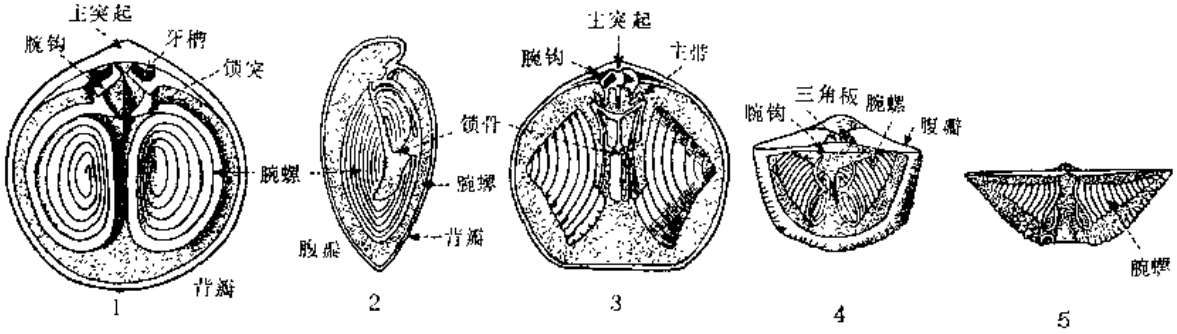


图 13—15 腕足动物背瓣的腕螺

1—无洞贝型；2,3—无窗贝型；4,5—石燕型

五、分类及化石代表

腕足动物门的系统分类，主要是根据化石的研究建立的，由于现代腕足动物太少，不能完全从现代生物学的观点提出分类，又由于目前腕足动物的系统演化研究较差，所以近三十年来许多学者提出的系统分类，还没有一致接受的方案，但正在日臻完善。

已有的分类方法大致有以下几种：1．根据个别重要特征来分类，如赫胥黎（T. H. Huxley, 1869）根据铰合构造的有无分为无铰纲和具铰纲；皮乞（C. E. Beecher, 1891）根据茎孔的有无和位置分为无孔目、新孔目、古孔目、前孔目及终孔目等；库普（G. A. Cooper, 1944）根据壳疹分为无疹具铰目、假疹具铰目和有疹具铰目等；2．所谓“全面观点”根据壳的内外特征“形态比较”综合考虑，如威廉姆（A. Williams, 1957）的分类方案；3．既综合考虑各方面的特征，又不等量齐观。根据特征的重要程度，尽可能弄清演化线索来处理分类。如李哈连夫等（Б. К. Лихарев 等，1960），阿格（D. U. Ager 等，1965）及王钰等（1966）都是后一种分类方法的代表。

本书以阿格等人的分类为基础，参考上述各作者的分类意见，综合近年来腕足类研究中的新成果，提出划分四个纲，并对小嘴贝目和穿孔贝目的分类作了较大的修改。分类系统、分类根据及各类化石代表如下：

无铰纲（Inarticulala）两瓣之间无铰合构造（无铰牙及牙槽），主要借肌肉相连，肌系复杂，壳质大部是几丁磷灰质，也有钙质。现代无铰类，在胚壳期间，肉茎发生在两瓣内，后期才伸露壳外，从胚胎的腹部长出，具肛门。自前寒武纪至现代。

始铰纲（Eoarticulata）两瓣之间有原始的铰合构造，即具原始的铰牙和牙槽；或者有清楚的铰线（两瓣开合时不左右旋转），常有明确的间面或具三角板；无腕基构造；主突起无或不发育；肉茎发育，肉茎从腹体长出；肌系开始简化；壳质大多为钙质；壳的钙

质内层为微层状，具疹或无疹。自寒武纪至二叠纪。

具铰纲（Articulata）铰合构造发育（铰牙及牙槽）；壳质主要是钙质，钙质内层为微层状或纤维状，假疹壳或无疹；具腕基或腕脊，无腕骨；在胚胎发育中背外套膜反转，低级类型中（如扭月贝类）肉茎可能从腹部长出，但大部从胚胎尾基长出，许多类型肉茎消失。早寒武世至现代。

腕铰纲（Brachiarticulata）铰合构造发育；壳质主要是钙质，钙质内层多为纤维状，有时具棱柱状的第三层；生长腕骨，即出现内骨骼的腕棒、腕环、腕螺；胚胎发育中外套膜全部反转，肉茎自胚胎的尾部长出，无肛门。早奥陶世至现代。

（一）无铰纲（Inarticulata）

根据肉茎位置，肉茎沟、茎孔、间面等特征以及壳的生长方式，分以下五个目：

1．舌形贝目（Lingulida）几丁磷灰质壳，壳自壳顶向前方和侧方生长，肉茎从两瓣间伸出，腹瓣后部具明显的茎沟。早寒武世至现代。

有一个超科：舌形贝超科（Lingulacea）。

Obolus Eichwald, 1829（圆货贝）壳为几丁质与磷灰质互相叠复，壳厚，表面具光泽。两瓣相等，圆或长圆形，缓凸；具同心纹和放射纹，细微放射纹有时难辨认。腹瓣茎沟显著，茎沟两侧加厚为间面，其上有条纹（图13—16）。寒武纪至奥陶纪。

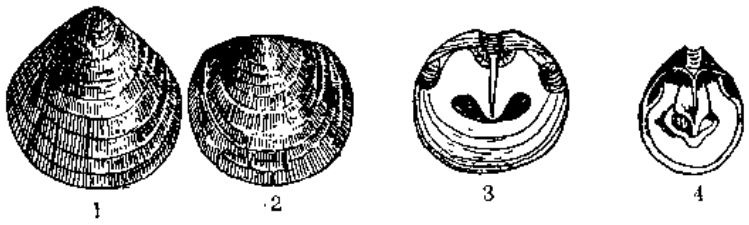


图 13—16 *Obolus*（圆货贝）

O. apollinis Eichwald, 1—腹视；2—背视；3—，4—腹瓣内视，×2，0

Lingula Bruguière, 1792（舌形贝）几丁磷灰质壳，壳薄，长卵形或直长形，后缘钝尖。两瓣几相等，腹瓣稍大，前缘平直，前缘中部常略向前突出，腹瓣茎沟明显（图 13—17）。寒武纪至现代。

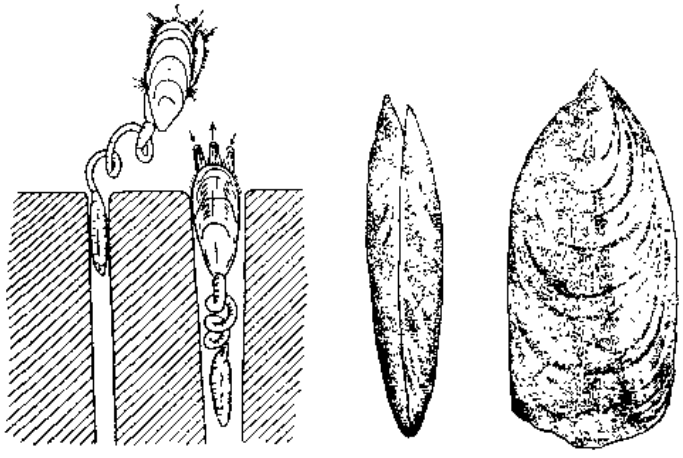


图 13—17 *Lingula*（舌形贝）

L. unguis Linnaeus, 1—腹瓣；2—侧视；3—生活状况，箭头说明水流方向，现代

2．乳孔贝目（Acrotretida）几丁磷灰质或具疹的钙质壳，壳较厚，腹瓣成锥形或背壳成锥形。腹壳自壳顶向四周生长，背壳自壳顶向四周生长或只向前方、侧方生长。茎孔限于腹瓣，有时具假基面。寒武纪至现代。

包括两个超科：

乳孔贝超科（Acrotretacea）腹瓣成锥形，具假基面。寒武纪至

奥陶纪。

Acrothele Linnarsson, 1876（乳孔贝）壳几丁质，圆形；腹瓣为低锥形，背瓣缓凸。茎孔位于腹瓣壳顶的后部假基面上，背喙位于后缘，具同心纹，有时具放射状脊纹（图13—18）。早至中寒武世。

平圆贝超科（Discinacea） 背瓣成锥形，无假基面。奥陶纪至现代。

Orbiculoidea Orbigny, 1847（圆凸贝）几丁磷灰质壳、背瓣凸成锥状，锥顶后倾，腹壳近平或低凸，壳顶微隆起并后倾，腹壳顶后有一窄的茎沟，背瓣内有细长的中脊，壳面有同心纹（图13—19）。奥陶纪至白垩纪。

图 13—18 *Acrothele*（顶孔贝）
1、2—*A. eryx*（Walcott），腹，×3；背，×2，ϵ_2；
3—背内×5，ϵ_2

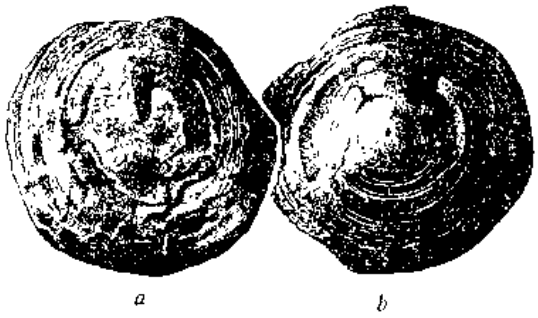


图 13—19 *Orbiculoidea*（圆凸贝）
O. forbesi Davidson，a—腹；b—背；×4，S

3．管洞贝目（Siphonotretida） 大多为几丁磷灰质壳，少数为钙质壳，壳侧视双凸，腹瓣顶具茎孔，内部具茎鞘，外部具茎沟，早寒武世至奥陶纪。

仅有一超科：管洞贝超科（Siphonotretacea）。

4．神父贝目（Paterinida） 几丁磷灰质壳，壳双凸，茎孔位于腹瓣喙顶或喙顶的前方，具发育的假基面，有时具似窗板。早寒武世至奥陶纪。

有两个超科：

小圆货贝超科（Obolellacea）假基面上无三角板，早至中寒武世。

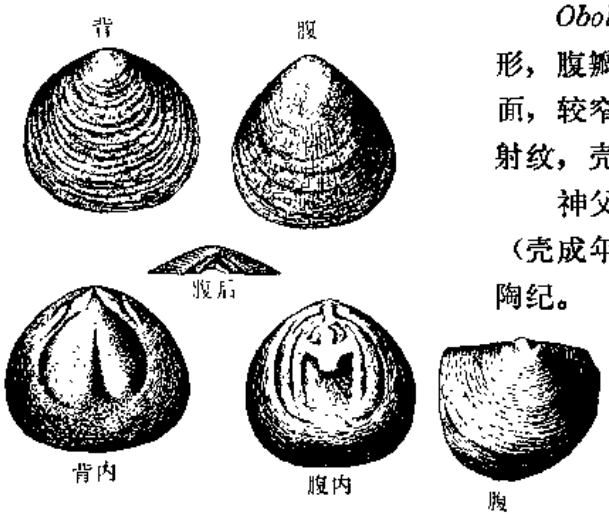


图 13—20 *Obolella*（小圆货贝）
O. chromatica Billings 背、腹、腹后、背内、腹内，×4；ϵ_1

Obolella Billings, 1861（小圆货贝）壳阔卵形，腹瓣后部收缩，背瓣亚圆形，双凸；具假基面，较窄；腹喙轻微弯曲。具同心纹及细弱的放射纹，壳厚（图13—20）。早寒武世。

神父贝超科（Paterinacea） 具假三角板（壳成年期在茎孔上的次生分泌物）。寒武纪至奥陶纪。

图 13—21 *Paterina*（神父贝）
P. lucina（Walcott），腹、后、背，×6，ϵ_2

Paterina Beecher, 1891（神父贝） 腹瓣亚圆形，背瓣半圆形，双凸，腹瓣较凸，背瓣缓凸，假基面极窄，具假三角板。后接合线长，略短于最大壳宽，具细弱的同心纹和放射纹（图 13—21）。寒武纪。

5．髑髅贝目（Craniida） 钙质壳、具疹，腹壳附着于外物上，背壳微凸，后缘直或略弯，无茎孔。中奥陶世至现代。

仅一个超科：髑髅贝超科（Craniacea）

（二）始铰纲（Eoarticulata）

根据铰合发育的程度，茎孔的特征和壳质结构可分以下三目：

1．三分贝目（Trimerellida） 钙质壳，具原始的铰合构造，假基面或基面发育，具三角板，显顶腔，肌痕复杂。早寒武世至志留纪。

分两个超科：

三分贝超科（Trimerellacea） 假基面发育，无茎孔，具肌痕台。奥陶纪至志留纪。

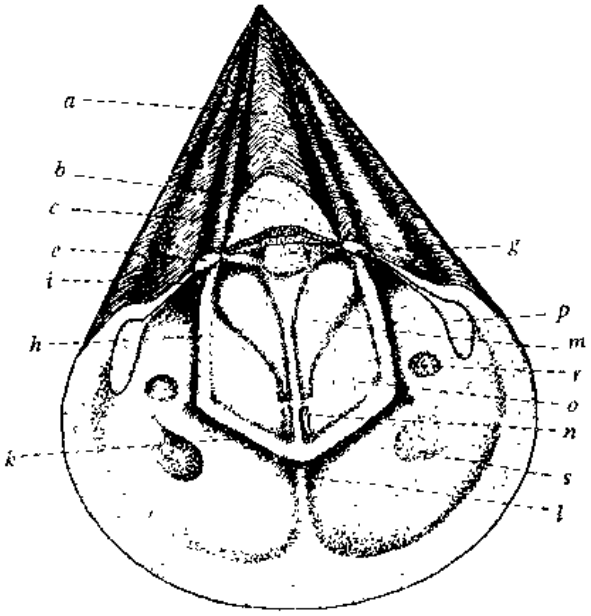


图 13—22 *Sinotrimerella*（中华三分贝）

S. jiangshanensis Li et Han, a—假三角板；b—三角斜板；c—三角脊；e—原始铰牙；h—肌痕台；i—顶腔；k—台穹；l—中板；g、m、o、r、s—肌痕；p—侧新月形。产地：浙江江山

Sinotrimerella Li et Han, 1978（中华三分贝） 钙质壳，壳厚，卵形或亚三角形，双凸，腹瓣凸度小于背瓣。腹瓣基面宽而高，假三角板及三角斜板（形成假三角板的层板状堆积物，规则地向前倾斜）发育。具原始铰牙和牙槽，肌痕台发育，近倒五边形，中板短（图 13—22）。中奥陶世。

顾脱贝超科（Kutorginacea） 假基面低，有小茎孔，有主突起。早至中寒武世。

Dicellomus Hall, 1873（锄形贝） 贝体小，卵形或近圆形，双凸。腹瓣具窄的基面，茎沟两侧有短脊，前伸成原始铰牙，背瓣有浅沟状的铰窝、肌痕巨大（图 13—23）。中、晚寒武世。

2．网点贝目（Dictyonellida） 钙质壳，具疹，腹瓣具插入的三角形顶板。奥陶纪至二叠纪。

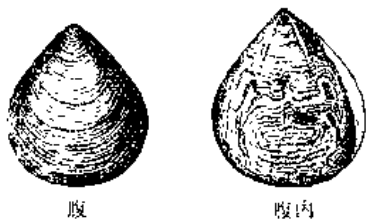


图 13—23 *Dicellomus*（锄形贝）

D. politus (Hall)，腹，×3，腹内，×4，ϵ_2

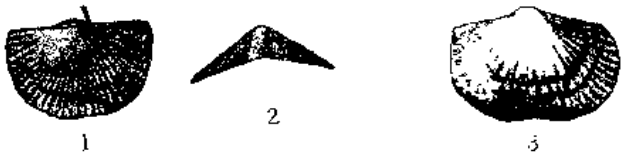


图 13—24 *Nisusia*（尼苏贝）

1、2，*N. festinata* Billings，背视，基面，×2，ϵ_{1}；3，*N. hayasakai* Sun，背，约×3，ϵ_2

3．尼苏贝目（Nisusiida） 钙质壳，铰合构造原始，腕基不明显，基面明显，茎孔位于腹瓣顶或略前，具放射饰。早至中寒武世。

具一个超科：尼苏贝超科（Nisusiacea）。

Nisusia Walcott, 1905（尼苏贝） 亚方形或半圆形，双凸，背瓣凸度强，铰合线直，等于或稍长于最大壳宽。腹瓣具极浅平的中槽，腹基面明显，假三角板发育，顶端具茎孔，铰牙极原始，肌痕台不发育，具放射脊线（图 13—24）。早、中寒武世。

（三）具铰纲（Articulata）

根据茎孔位置及茎孔的有无，腹瓣牙板及匙形台发育程度，背瓣腕基及腕基支板发育程度，以及壳质和壳刺的情况，划分为五个目：

1．正形贝目（Orthida） 钙质壳，无疹或具疹，少数为假疹。铰合线直长，基面发育，三角孔洞开，有假匙形台或匙形台。腕基发育，有时有腕基支板。壳缓双凸、平凸、凹凸或颠倒型，大多有放射壳饰。早寒武世至二叠纪。

分两个亚目：

正形贝亚目（Orthidina） 铰牙简单，有时有牙板，主突起简单。寒武纪至二叠纪。

Sinorthis Wang, 1955（中国正形贝） 无疹壳；贝体小，方圆形，平凸至微凹凸；铰合线直，稍短于壳的最大宽度；腹基面较高，面平，三角孔洞开；背基面窄，主突起发育，铰牙大，牙板强，腕基发育；肌痕发育。放射线简单，有少数插入的放射线（图13—25）。早奥陶世。

Schizophoria King, 1980（裂纹贝） 轮廓圆形，侧视颠倒型，背瓣强凸，腹瓣后部缓凸，向前展平，因常有槽而略显凹陷；两瓣基面显著，背基面向腹基面倾复，两基面几近平行。有时背喙超掩腹基面，铰合线短于壳宽，放射线密，具牙板和腕基支板（图13—26）。志留纪至二叠纪。

图 13—25 *Sinorthis*（中华正形贝）

S. typica Wang，背视、侧视、腹内、背内，×2，O_{10}

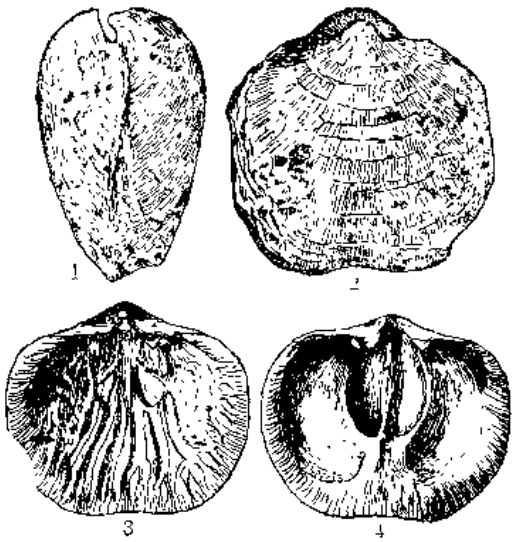


图 13—26 *Schizophoria*（裂纹贝）

S. striatula Schlotheim，1—侧视，2—腹视；3—背内；腹内；×1，D

倾脊贝亚目（Clitambonitidina） 具匙形台，具三角板和茎孔。奥陶纪。

2．五房贝目（Pentamerida） 钙质壳，无疹，腹瓣发育匙形台，背瓣腕基具支板，腕基支板常联合为腕房，壳双凸。中寒武世至晚泥盆世。

分两个亚目：

共凸贝亚目（Syntrophiidina） 三角孔洞开，铰合线平直，腹瓣内具假匙形台或简单匙形台；背壳内腕基支板简单，或在中板后部有小腕房。中寒武世至晚泥盆世。

Yangtzeella Kolarova, 1925（杨子贝） 壳横方形，铰合线直略短于壳宽；双凸，背

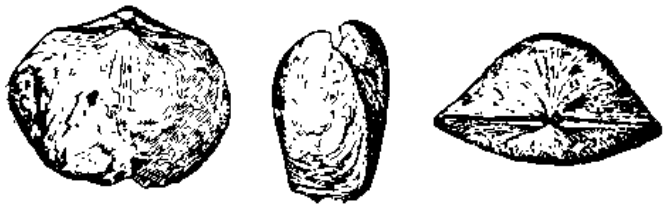


图 13—27 *Yangtzeella*（扬子贝）
Y. potoi Martelli A—背视；B—侧视；C—后视，O₁

瓣凸度较强，腹中槽、背中隆显著；壳面光滑；腹基面高于背基面，三角孔洞开；腹瓣内具匙形台，背瓣内具小腕房（图13—27）。早奥陶世。

五房贝亚目 (Pentameridina) 发育双柱形台，腕基支板直立或具腕房，三角孔有覆盖。中奥陶世至泥盆纪。

Pentamerus Sowerby, 1812（五房贝） 壳较大，长卵或近五角形，双凸；腹喙弯曲，超掩背喙；中槽、中褶一般不明显；壳面光滑。腹瓣内具长的双柱匙形台，背瓣具两个长的腕板（图 13—28）。志留纪。

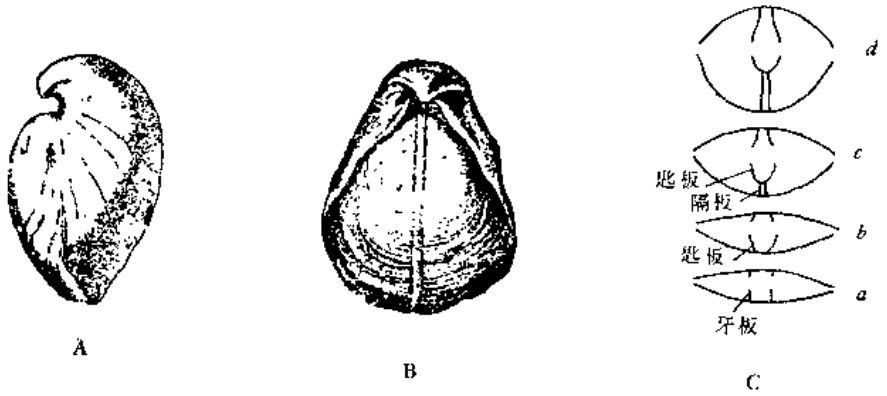


图 13—28 *Pentamerus*（五房贝）
P. oblongus Sowerby. A—侧视；B—背视；C—系列横切面，示匙板及腕板的发育。a—b）幼年期；c—d）成年期。S₂

3．扭月贝目 (Strophomenida) 假疹壳，少数有疹，铰合线直长，壳平凸、凹凸、缓双凸或颠倒型。成年壳无茎孔，以腹瓣附着，胶粘在它物上。常具三角板，铰牙及铰窝发育，具腕基。中奥陶世至二叠纪。

分两个亚目：

扭月贝亚目 (Strophomenidina) 基面窄长，体腔狭。早奥陶世至早石炭世。

Strophomena Blainville, 1825（扭月贝） 假疹壳，壳半圆形，颠倒型。铰合线长等于壳宽。体腔狭，壳面有粗细相间的放射纹；基面发育，但窄长。具三角板，牙板退化；背瓣内具分叉主突起及短中脊（图 13—29）。中奥陶世至志留纪。

Rafinesquina Mall et Clarke, 1892（拉氏贝） 与扭月贝接近，但为凹凸型，无牙板（图 13—30）。奥陶纪至志留纪。

Stropheodonta Hall, 1852（锯齿贝） 与拉氏贝接近，但铰合线上有锯齿，有时有不发育的牙板（图 13—31）。志留纪至泥盆纪。

直形贝亚目 (Orthotetidina) 基面高大，体腔较大。奥陶纪至二叠纪。

Meekella White et St. John, 1867（米克贝） 壳中等或大，铰合线短，双凸。腹瓣具高基面，基面往往歪扭而不对称，三角板突起。牙板高而薄，主突起分叉；壳饰有粗放

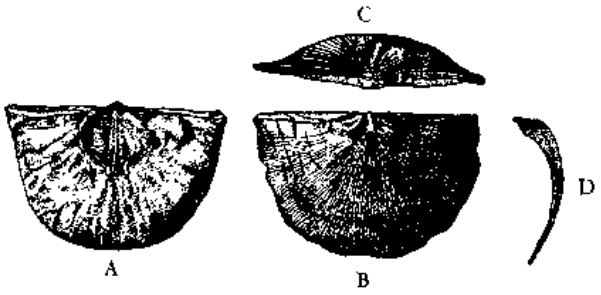


图 13—29 *Strophomena*（扭月贝）
A—腹内；B—背内；C—后视；D—侧视

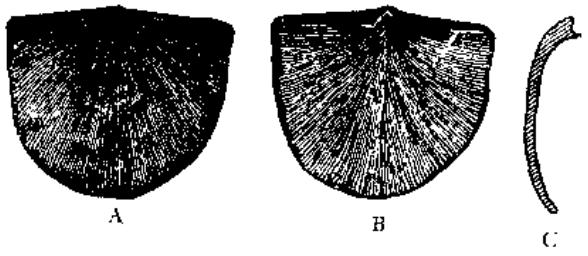


图 13—30 *Rafinesquina*（拉氏贝）
R. trentonensis Conrad. A—腹视；B—背视；C—侧视

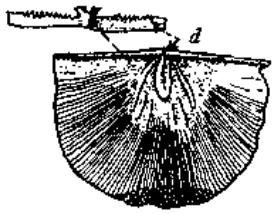


图 13—31 *Strophedonta*（锯齿贝）
示腹瓣内部铰缘锯齿，右上角为背瓣主突起及铰缘锯齿。d.铰缘齿锯

图 13—32 *Meekella*（米克贝）
M. striatocostata (Cox)，腹、后、侧，×0.8，P

射褶及细密放射纹（图 13—32）。中石炭世至二叠纪。

Schuchertella Girty, 1904（舒克贝） 壳近圆形或横椭圆形，双凸，铰合线长等于或稍短于壳宽。基面低，有三角板；壳面复有多次分叉的粗细不等的放射纹。腹瓣内无牙板和中脊，背瓣内具主突起双叶型中板（图 13—33）。中泥盆世至二叠纪。

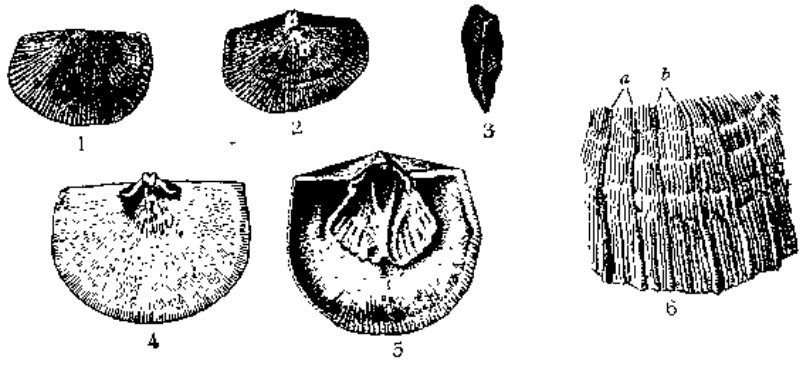


图 13—33 *Schuchertella*（舒克贝）
1、2、3—*S. planiscutata*，腹、背、侧，×2；4—*S. donica* (Nalivkin)，背内，×1.5；5—*S. woolworthana* (Hall)，腹内，×1；6—*S. radialis* (Phillips)，放大，部份壳表，示粗细不等的两种放射线，a—粗放射线，b—细放射线

4．长身贝目（Productida） 假痣壳凹凸型，少数平凸或具膝折，多数具腕痕（纤毛腕在背壳留下的印痕）。晚奥陶世至二叠纪。

有三个亚目。

戟贝亚目（Chonetidina） 腹瓣后缘具一排刺。奥陶纪至二叠纪。

Chonetes Fischer, 1837（戟贝） 壳小或中等，横椭圆形，凹凸型，体腔狭，铰合线

直，基面明显。腹瓣具浅中槽，背瓣具低中褶。腹瓣内有大的肌痕和中脊，背瓣内主突起双叶型，具中脊。壳面具放射纹，腹瓣后缘有斜倾的大壳刺（图 13—34）。早泥盆世至早石炭世。

长身贝亚目（Productidina） 具中空的壳刺，尤以腹瓣的壳刺最发育。早泥盆世至二叠纪。

Productella Hall, 1867（小长身贝） 壳小，近圆形；腹瓣缓凸，背瓣低凹，基面很窄。腹瓣具壳刺，无放射线，同心线明显，具少数壳皱；背瓣后部有少数壳刺或壳痕，具壳皱（图 13—35）。中、晚泥盆世。

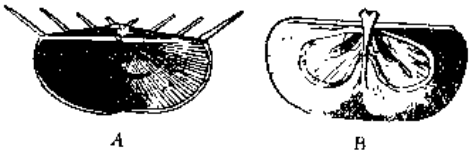


图 13—34 *Chonetes*（载贝）
A—背视；B—背内

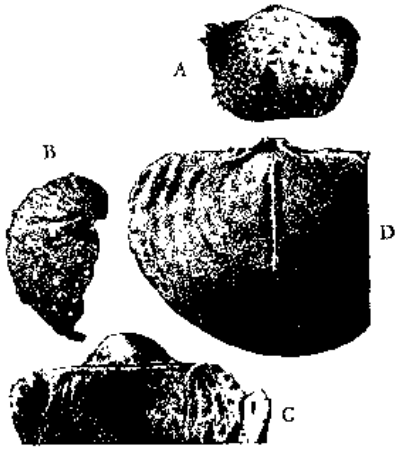


图 13—35 *Productella*（小长身贝）
P. subaculeata (Murchison)，A、B—腹、侧，×2；C—背，×3；D—背内，×4；D_1

Dictyoclostus Muir-Wood, 1930（网格长身贝） 壳大，四方形，凹凸，腹瓣高凸，前方急剧膝折，造成深阔的体腔。铰合线直长，主端钝方，形成耳翼；壳面放射线密布，后部有同心皱，两者相交成网格状；腹瓣有稀疏的壳刺（图 13—36）。早石炭世。

Linoproductus Chao, 1927（纹线长身贝） 壳中等至大，腹瓣高凸，背瓣平凹；两瓣前部膝折，铰合线直长；壳面具密的放射线，常弯曲扭折，断续不定；腹瓣耳翼下有少数同心皱，但整个壳无网格状纹饰；具稀疏的壳刺，背瓣上同心皱较发育（图 13—37）。石炭纪至二叠纪。

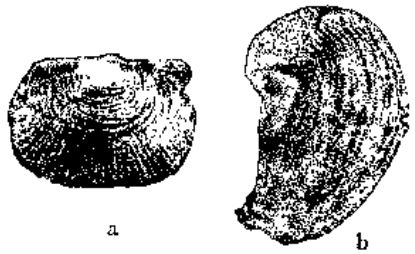


图 13—36 *Dictyoclostus*（方格长身贝）
D. tenilatus (McChesney)，A—腹后；B—侧视，×0.8；C

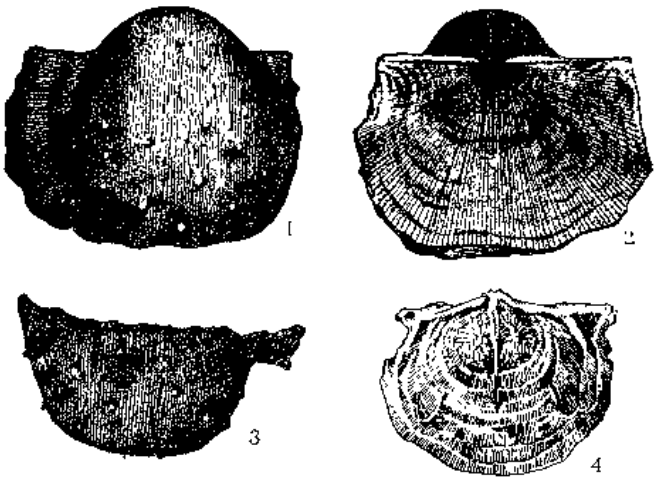


图 13—37 *Linoproductus*（纹线长身贝）
1、2、3—*L. cora* (Orbigny) 腹、背、前，×0.7，C；4—*L. antiguus*，背内，×0.7

Echinoconchus Weller, 1914（轮刺贝） 腹瓣高凸，背瓣微凹或近平；铰合线直长，耳翼小，前方无膝折。壳面具同心层，每层上有数排壳刺，同心层后缘的一排壳刺粗大，其前方的壳刺较小（图 13—38）。中、晚石炭世。

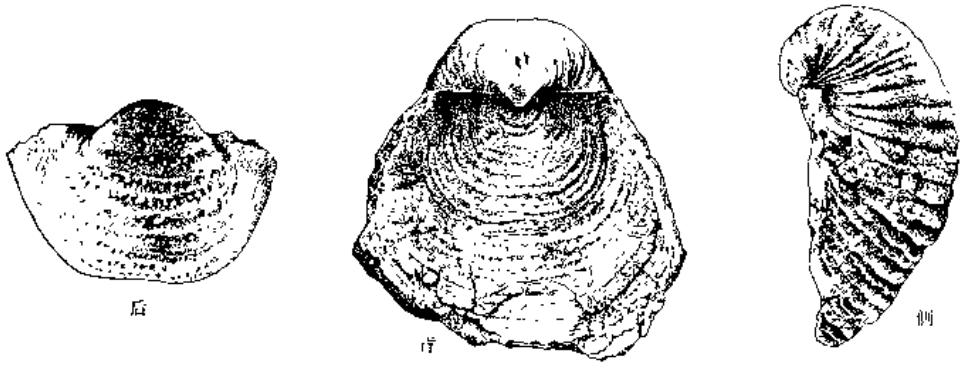


图 13—38 *Echinoconchus*（轮刺贝）
Ech. liaoshiensis Chao, × 1, C_1

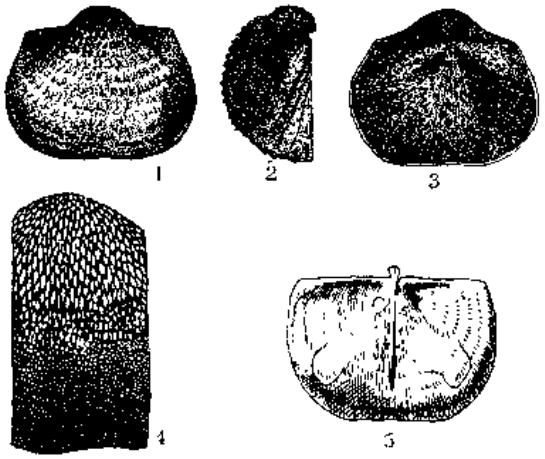


图 13—39 *Waagenoconcha*（瓦岗贝）
1、2、3—*W. abichi* Waagen, 腹、侧、背, ×0.7, P_2; 4、5—*W. irginae* (Stuckenbetg), 壳面, × 2, 背内, ×0.5

Waagenoconcha Chao, 1927（瓦岗贝） 壳平凸型或凹凸型，铰合线较壳宽稍短，腹中槽明显；壳面有同心皱，壳刺有两种—在前缘及侧缘附近刺细小密集，其它壳刺较粗（图13—39）。中石炭世至二叠纪。

Marginifera Waagen, 1884 （围脊贝） 壳小，方圆形；腹瓣强凸，背瓣凹；铰合线长等于壳宽，耳翼大，腹瓣耳翼下有一沟槽，背瓣耳翼下有一棱脊。壳面具放射线，后部有同心皱，形成网格状壳饰；背瓣内部体腔边缘具围脊（图 13—40）。石炭纪至二叠纪。

Gigantoproductus Prentica, 1951（大长身贝） 壳巨大，近圆形；铰合线直长；腹瓣高凸，背瓣深凹，耳翼大；壳面具放射线，有时有不规则放射褶，后部具同心皱，腹瓣有少数壳刺（图 13—41）。早石炭世。

图 13—40 *Marginifera*（围脊贝）
M. typica Waagen 腹，背，前视，×1, P

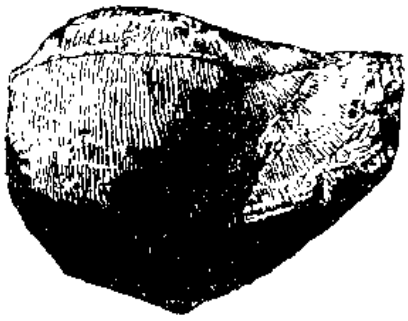


图 13—41 *Gigantoproductus*（大长身贝）
腹视，×0.8, C_1

欧姆贝亚目（Oldhaminidina） 特化成牡蛎状，腹瓣具中脊和侧肋，背瓣嵌入腹瓣的脊肋中。晚石炭世至二叠纪。

Leptodus Kayser, 1892（蕉叶贝） 壳体牡蛎状，附着生活；长卵形，无壳饰；腹瓣基面矮而厚；中脊纵贯壳全长，两侧各有许多横沟及横脊；背瓣特殊化，具一狭长而厚的中脊，脊的两侧分成横板，覆盖在腹瓣横沟上；横板宽平，具钝脊，横板前后缘均直立；主突起不发育（图 13—42）。二叠纪。

Oldhamina Waagen, 1884（欧姆贝）近似蕉叶贝，主要区别是：1.本属腹侧横脊薄，顶部呈锐角；蕉叶贝的腹侧横脊较厚，顶部钝圆。2.本属腹侧横脊常向前倾斜；蕉叶贝的腹侧横脊与壳底垂直（图 13—43）。二叠纪。

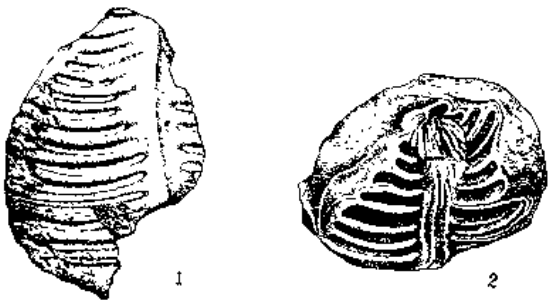


图 13—42 *Leptodus*（蕉叶贝）
L. nobilis（Waagen），1—背、2—腹内后，×1，P

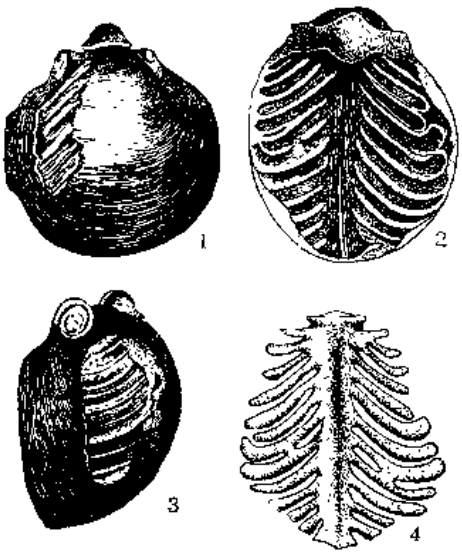


图13—43 *Oldhamina*（欧姆贝）
O. decipiens Koninck, 1—腹；2—腹内；3—侧；4—背；×.07，P

5．鞘壳贝目（Thecideida） 疹壳，具基面及三角板，腕脊发育。三叠纪至现代。

包括一个超科：

鞘壳贝超科（Thecideacea）。

（四）腕铰纲（Brachiarticulata）

根据腕骨的性质分为五个目：

1．小咀贝目（Rhynchonellida） 壳无疹，少数有疹，腕棒发育，喙部钩曲如鸟喙。双凸，铰合线短，三角孔有时为三角双板所盖，茎孔位于喙下。中奥陶世至现代。

分为四个超科：

小咀贝超科（Rhynchonellacea） 背瓣内板槽发育，腹瓣内牙板发育。中奥陶世至现代。

Yunnanella Grabau, 1931（云南贝） 壳近三角形，双凸，腹瓣缓凸；壳喙尖，顶端为茎孔所截切。铰合线弯短，腹中槽和背中褶发育；壳面具棱形放射线，在前端放射线融合组成粗大的放射褶（图 13—44）。晚泥盆世。

Yunnanellina Grabau, 1931（小云南贝） 近似云南贝，区别主要是，本属放射纹和放射褶系独立发育，并非由放射线融合成放射褶，放射纹细密，延伸到放射褶上和褶间（图 13—45）。晚泥盆世。

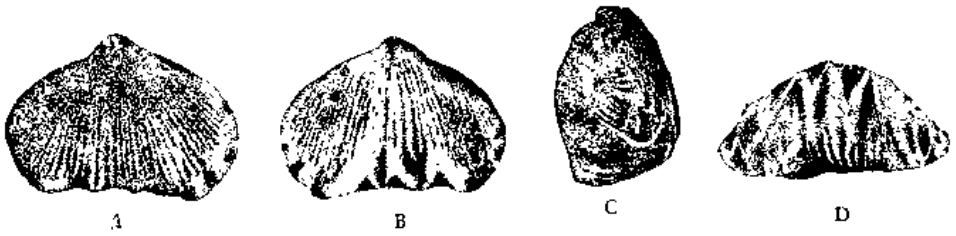


图 13—44 *Yunnanella*（云南贝）

Y. synplicata Grabau. A—腹视；B—背视；C—侧视；D—前视；×1.5，D_{1a}。产地：湖南

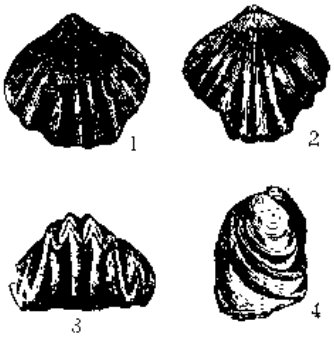


图 13—45 *Yunnanellina*（小云南贝）

Y. triplicata Grabau 1—腹；2—背；3—前，4—侧，×1.5，D_{1a}。产地：湖南

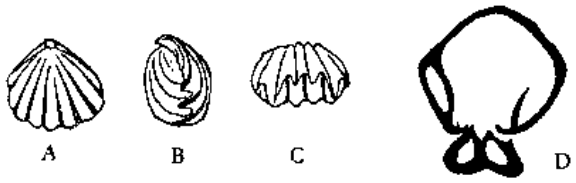


图 13—46 *Septalirhynchia*（板咀贝）

S. sinensis (Yang et Xu)，A—背；B—侧；C—前；×1；D—距腹喙顶1.4毫米的横切面，T_{2a}。贵州

Septalirhynchia Xu et Liu, 1979（板咀贝） 壳体小，近三角形，双凸，中槽、中褶发育，前缘单褶型；全壳复有棱形放射褶，都始于壳喙；启棱状，后侧接合线两旁形成新月面；牙板发育；背瓣内具高的中板和浅的板槽（图13—46）。中三叠世。

狭体贝超科（Stenoscismatacea） 腹瓣内牙板联合，形成匙形台。志留纪至二叠纪。

Nantanella Grabau, 1936（南丹贝） 壳体小，横椭圆或五边形，双凸；前部中槽和中褶发育，前缘单褶型；放射褶疏少，棱角形，始于壳体中部，向前迅速增粗，壳体顶区光滑无饰。腹壳内牙板在壳底汇合成匙形台，匙形台“V”形向前有中板支持（图13—47）。晚石炭世。

巴西利贝超科（Basilolacea） 背瓣内铰板分离，无中板。三叠纪至现代。

Septaliphorioidea Yang et Xu, 1966（似隔板槽贝） 壳体小，圆三角形至近五边形，双凸；中槽、中褶发育，前缘单褶型；放射褶少，背瓣上常二分叉，腹瓣上常插入式增多，中槽内1—3条，侧区3—4条；腹瓣内牙板短，背瓣内铰板分离，中脊低微（图13—48）。中三叠世。

图 13—47 *Nantanella*（南丹贝）

N. mapingensis Grabau，背，侧，前，后，×1，晚石炭世。产地：广西

图 13—48 *Septaliphorioidea*（似隔板槽贝）

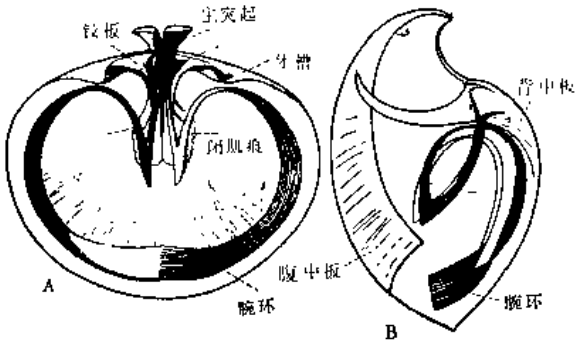
S. paucicostata Yang et Xu, 1—腹视；2—背视，×3；3—背视，×4；4—前视，×2；5—距腹喙顶1.4毫米处的横切面。T_{2a}。产地：贵州

韦勒贝超科（Wellerellacea） 背瓣内铰板联合，无中板。中泥盆世至白垩纪。

Wellerella Dunbar et Condra, 1932（韦勒贝）壳体小，五边形，双凸，背瓣高凸；中槽及中褶始于壳体中部，壳后部光滑无饰，前部具少数棱顶或圆顶的放射褶。腹瓣内牙板发育；背瓣内铰板联合（图 13—49）。中石炭世至二叠世。

2．穿孔贝目（Terebratulida） 疹质壳，腕环发育，双凸，铰合线弯短，少数平直。三角孔上有三角双板，茎孔位于喙顶。晚志留世至现代。

图 13—49 *Wellerella*（韦勒贝）
W. subdekalbensis Wang, 背、侧、前视，×2.5，C₂



分为五个超科：

鹦头贝超科 （Stringocephalacea） 腕环简单，只有降带，腕环联合处常有腕环中脊，少数具升带。中泥盆世至二叠世。

Stringocephalus Defrance, 1825（鹦头贝） 壳大，近圆形，双凸，腹瓣凸度稍高；铰合线短弯，具三角双板，顶端具卵形的肉茎孔；壳面光滑无饰；腹瓣内具高大的中板，背瓣内具叉形的高长主突起，背中板高短，腕环宽长（图 13—50）。中泥盆世。

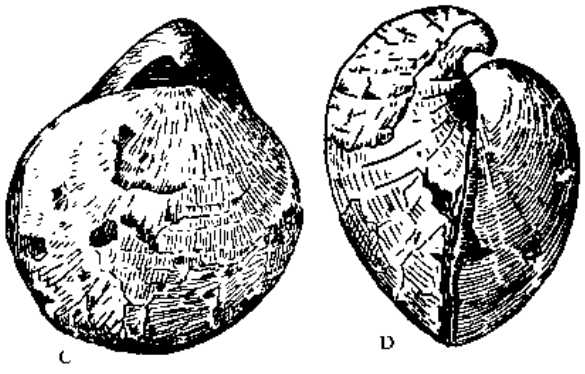


图 13—50 *Stringocephalus*（鹦头贝）
S. burtini Defrance, A—背内；B—侧纵切面；C—背视；D—侧视。D₂

穿孔贝超科（Terebratulacea） 腕环短，铰板分离，无牙板。二叠纪至现代。

三桥贝超科（Sanqiaothyridacea） 腕环大部为短型，少数长型，具板槽，无牙板。三叠纪至白垩纪。

Sanqiaothyris Yang et Xu, 1966（三桥贝） 壳中等大小，椭圆形，双凸，两瓣凸度近等；前缘直缘型，均匀地弯曲而非截切状；茎孔大而圆，具三角板；壳面光滑，仅具同心纹；壳疹密布；腹瓣内无牙板，背瓣内具板槽（图 13—51）。晚三叠世。

道露贝超科（Dallinacea） 腕环大都为长型，具升带，板槽发育，有时腕环与中板连结，具牙板。三叠纪至现代。

Parantiptychia Xu et Liu, 1979（拟下褶贝） 壳体中等大小，长椭圆形，双凸，腹瓣凸度大于背瓣；背瓣具中槽，腹瓣船脊状隆起，前缘单槽型，或为内褶型，即背中槽中央有次级褶，腹中褶上有次级槽；壳面光滑。腹瓣内具薄牙板，背瓣内具板槽，中板突入板槽内（图 13—52）。中三叠世。

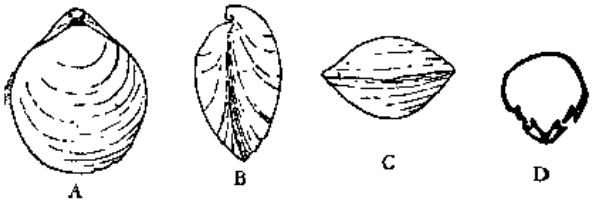


图 13—51 *Sangtaothyris*（三桥贝）

S. ellipnca Yang et Xu, A.背视，B.侧视，C.前视，×1，D.距腹喙 1.85 毫米的横切面，示内部构造。T_3。产地：贵州三桥

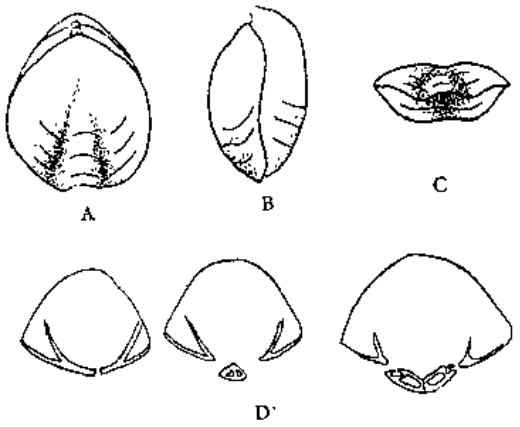


图 13—52 *Parantiptychia*（拟下褶贝）

P. robusta (Yang et Yin)，A.背视，B.侧视，C.前视，D.三个横切面。T_2。产地：南祁连山

两板贝超科（Dielasmatacea） 腕环一般为短型，铰板分离，腕棒支板陡斜达壳底。石炭纪至三叠纪。

Dielasma King, 1859（两板贝） 壳体小或中等，长卵形，双凸，两瓣均具中槽，前缘直缘型或单褶型（背瓣前部微隆），但尚有不明显的浅槽；茎孔大，长圆形，有三角双板。壳面光滑；腹瓣内牙板发育，背瓣内腕基支板陡倾，附着壳底（图 13—53）。石炭纪至二叠纪。

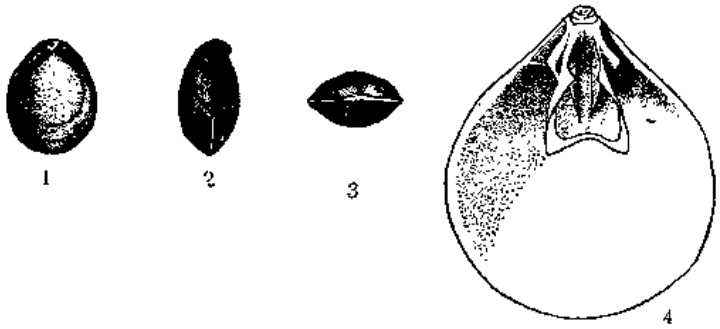


图 13—53 *Dielasma*（两板贝）

D. elongatum (Schlotheim)，1，2，3.背、侧、前，×1；4.背内，×2.4，P

3．无洞贝目（Atrypida） 具腕螺，螺顶指向背方中部或相向对指壳中央。中奥陶世至早石炭世。

分两个超科：

旋螺贝超科（Cyclospiracea） 腕螺圈少，螺顶相向对指。中、晚奥陶世。

无洞贝超科（Atrypacea） 腕螺初带沿壳侧延伸，螺顶指向背瓣中部。中奥陶世至早石炭世。

Atrypa Dalman, 1828（无洞贝） 壳近圆形，不等双凸，腹瓣近平或微凸，背瓣高凸；铰合线弯短；壳面具放射线或放射褶，有显著的同心层；腕螺顶指向背中部，无洞贝型腕螺（图 13—54，图 13—15.1）。志留纪至早石炭世。

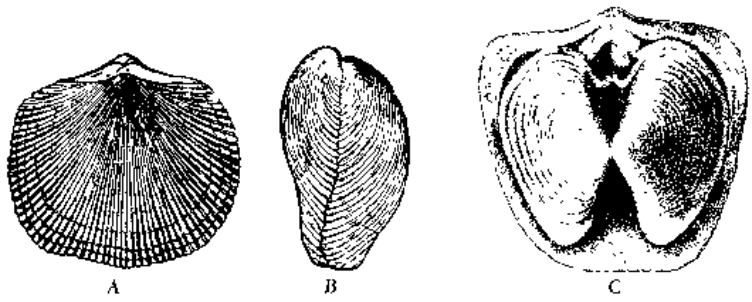


图 13—54 *Atrypa*（无洞贝）
A. desquamata Sowerby, A—背视；B—侧视；C—腕螺。×1，D_2

图 13—55 *Spinatrypa*（刺无洞贝）
S. aspera Schlotheim, 背、侧，×0.8，D_2

Spinatrypa Stainbrook, 1951（刺无洞贝） 接近无洞贝，但放射褶粗强，同心层构成中空的壳刺（图 13—55）。泥盆纪。

4．无窗贝目（Athyridida） 具腕螺，螺顶指向两侧，背中侧或腹中侧。中奥陶世至三叠纪。

分四个超科：

达氏贝超科（Dayiacea） 腕螺圈少，螺顶指向腹瓣侧部。志留纪至泥盆纪。

莱采贝超科（Retziacea） 螺顶指向侧方，具放射饰，瘤质壳。志留纪至三叠纪。

Neoretzia Dagys, 1963（新莱采贝） 壳体小，长卵形；喙高，基面平，三角孔宽，具三角双板，茎孔明显；壳面放射褶粗棱脊状，约 10 条左右；腕螺顶指向两侧，由 6—8 圈组成；腹瓣内无牙板（图 13—56）。中、晚三叠世。

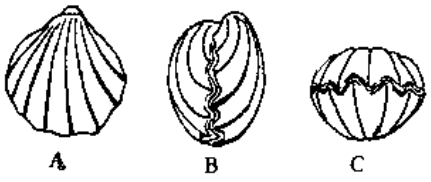


图 13—56 *Neoretzia*（新莱采贝）
N. subcircularis Yang et Xu, A—背视，B—侧视，C—前视；×2，T_2

图 13—57 *Athyris*（无窗贝）
A. spiriferoides (Eator)，背，腹内，×0.7

无窗贝超科（Athyridacea） 螺顶指向侧方，壳面光滑或具放射饰，无瘤壳。晚奥陶世至三叠世。

Athyris McCoy, 1848（无窗贝） 壳中等或小，横椭圆形、或次圆形，近等双凸；铰合线弯，具圆形茎孔，基面不发育；具腹中槽、背中褶；壳面光滑；腕螺为无窗贝型，螺顶指向两侧（图 13—57，图 13—15.2.3）。泥盆纪至三叠纪。

准康尼克贝超科（Koninckinacea） 螺顶指向腹侧，凹凸型。三叠纪至侏罗纪。

5．石燕贝目（Spiriferida） 具腕螺，螺顶指向主端，铰合线直，基面发育。早志留世至早侏罗世。

分两个亚目：

石燕贝亚目（Spiriferidina） 无疹壳。晚奥陶世至二叠纪。

5．石燕贝目

Howellella Kozlowski, 1946（郝韦尔石燕） 壳中等，横宽或圆形，双凸；铰合线直，短于壳宽，基面小；中槽、中褶显著，槽内和褶上无线褶，两侧具放射褶，同心层密复全壳，同心层前缘有放射小刺；腹瓣内具牙板，背瓣内腕螺石燕贝型（图 13—58）。志留纪至泥盆纪。

图 13—58 *Howellella*（郝韦尔石燕）

Howellella tingi（Grabau），A—腹视，B—侧视，C—前视，×2 S_{2-3}

图 13—59 *Orientospirifer*（东方石熟）

O. wangi（Hou），A—背视，B—腹视，×1，D_1

Orientospirifer Hou et Xian, 1975（东方石燕） 壳体小，铰合线直，等于或略短于壳宽；中槽、中褶发育，槽褶光滑，中槽内有时可有一单褶，两侧复有多条简单放射线；前缘有时有同心层，壳面有少数排列不规则的刺瘤；腹瓣内具牙板，背瓣内腕棒支板短，不达壳底（图 13—59）。早泥盆世。

Acrospirifer Helmbrecht et Wedekind, 1926（巅石燕） 壳体大或中等，半圆形或

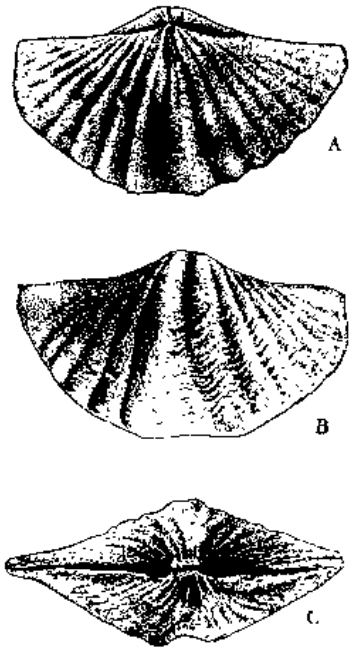


图 13—60 *Acrospirifer*（巅石燕）

A. ordinaris Hou et Xian, A—背视，B—腹视，C—后视，×1，D_1

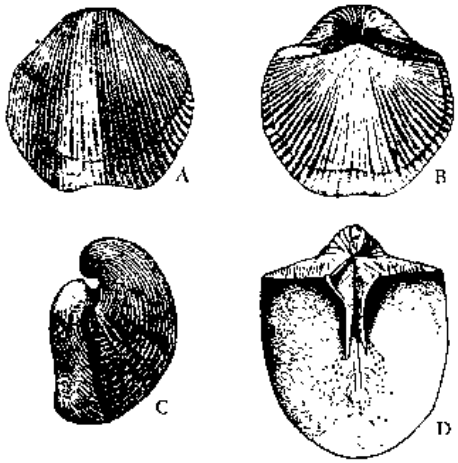


图 13—61 *Choristites*（分喙石燕）

A、B—*C. mosquensis* Fischer，腹视、背视，C_{2-3}。C、D—*C. loczyi* Chao 侧视、腹内，×0.7，C_2

横椭圆形，双凸；铰合线长等于壳宽，主端翼状；基面不高，中槽、中褶显著，槽内、褶上光滑无褶；侧区有粗大的壳褶，数量不多。微纹饰由放射纹和同心层组成，在纹和层交界处突起成梳状刺瘤；腹壳顶区常加厚，具牙板（图 13—60）。早、中泥盆世。

Cyrtospirifer Nalivkin, 1918（弓石燕） 壳中等大小，双凸，横长方形，铰合线等于或稍短于壳宽。基面宽大，中槽、中褶纵贯全壳，全壳复有放射线；牙板发育（图 13—1）。晚泥盆世。

Choristites Fischer, 1825（分喙石燕） 壳中等或大，近方形，双凸；铰合线等于壳宽，主端方钝。基面高大，喙部弯曲；中槽浅，中褶不高；全壳复有平圆面分叉的放射线，线间隙窄细，具少数同心线；牙板长且平行伸展（图 13—61）。中、晚石炭世。

Neospirifer Fredericks, 1919（新石燕） 壳中等至大，横向伸展，双凸；铰合线直，等于壳宽。基面微弯且窄；壳面具放射线，粗细不等，分叉多次，呈簇束状，另有细密的同心纹，呈微鳞片状；牙板短（图 13—62）。石炭纪至二叠纪。

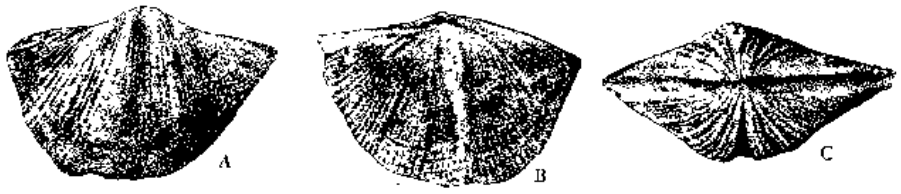


图 13—62 *Neospirifer*（新石燕）

N. fasciger Keyserling, A—腹视，B—背视，C—后视；×0.8

Squamularia Gemmellaro, 1899（鱼鳞贝） 壳横椭圆形或次圆形，不等双凸，腹瓣凸度稍强；铰合线短于壳宽，主端圆；两喙相向弯曲；全壳具阔平而规则的同心层，层缘密集梳齿状刺痕，无牙板（图 13—63）。石炭纪至二叠纪。

疹石燕贝亚目（Punctospiridina） 疹壳。志留纪至早侏罗世。

Lepismatina Wang, 1955（迭鳞贝） 壳体小，石燕状，侧视似半金字塔；铰合线长等于壳宽，主端微伸展；腹壳高凸，喙小，直耸而尖伸；基面特高且平，三角孔窄，洞开；背瓣微凸；腹中槽、背中褶发育，槽内、褶上无放射褶；侧区有圆顶放射褶，具稀疏的同心层，呈迭鳞状；腹瓣牙板与中板连合；壳疹稀疏（图 13—64）。中三叠世。

Pseudospiriferina Yang et Xu, 1966（假准石燕） 壳体小或中等，横宽，石燕型，

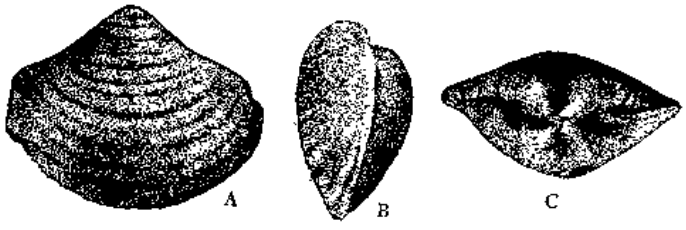


图 13—63 *Squamularia*（鱼鳞贝）

S. kwangsiensis Wang, A—腹视；B—侧视；C—后视；×1，C_3

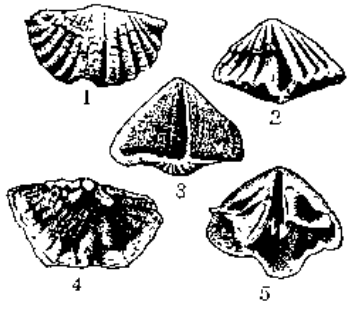


图 13—64 *Lepismatina*（迭鳞贝）

L. hsui Wang 1—背；2—腹；3—后；4—背内；5—腹内；×1，T_2

不等双凸，背瓣凸度小于腹瓣；基面较高，弯曲；三角孔洞开；铰合线长等于壳宽；腹中槽、背中褶发育，侧区有少数粗的放射褶，壳前部具同心层；微细壳饰有细瘤；腹瓣内具中板及牙板，三板分立；瘦壳（图 13—65）。中三叠世。

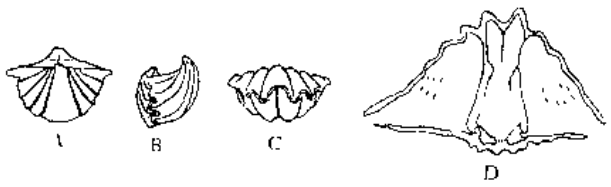


图 13—65 *Pseudospirifernia*（假准石燕）

P. variabilis Yang et Xu, a—背视，b—侧视，c—前视，×1，d—距腹喙顶 3.8 毫米的横切面，T_2

六、腕足动物地史分布及演化趋向

腕足类化石在早寒武世地层中分布很广，已知有 40 多个属，其中大多是无铰纲化石，始铰纲也有典型的代表，真正的具铰纲还未出现。中寒武世到晚寒武世地层中具铰纲化石逐渐增多，整个寒武纪目前已记载约 60 多个属，其中具铰纲的正形贝目和五房贝目约有 10 多个属，其他类别的具铰纲和腕铰纲还未出现。奥陶纪是腕足动物第一个鼎盛时期，无铰纲化石就有 60 多个属，也是无铰纲在地史上最繁盛的时期。奥陶纪晚期管洞贝目和神父贝目绝灭，始铰纲的三分贝目有所发展；具铰纲化石达 350 属以上，在腕足动物中占绝对优势，占领生态的各个领域；腕铰纲的各类代表先后出现。志留纪无铰纲开始衰落，始铰纲化石减少，具铰纲化石属减少一半；而腕铰纲有所发展。泥盆纪是腕足类第二个鼎盛时期，主要是腕铰纲各类化石大发展，具铰纲的长身贝目开始发育；无铰纲、始铰纲和具铰纲的其它目进一步衰落，五房贝目在泥盆纪晚期绝灭。腕铰纲化石达 350 多属，远远超过其它各纲。石炭纪时具铰纲的长身贝目和扭月贝目大量繁盛；腕铰纲的无洞贝目在石炭纪早期绝灭，但石燕贝目化石还极为丰富。二叠纪腕足类面貌与石炭纪相似，但在晚期许多重要类别绝灭。始铰纲和具铰纲的正形贝目、长身贝目和扭月贝目绝灭，后两目可能有少量孑遗延续到早三叠世。三叠纪时具铰纲的鞘壳贝目兴起，腕铰纲各目化石仍然大量出现，但面貌改变很大，从二叠纪延续到三叠的种属极少。三叠纪末侏罗纪初，无窗贝目和石燕贝目先后绝灭；而小咀贝目和穿孔贝目进一步繁盛，它们同无铰纲的舌形贝目、乳孔贝目和髑髅贝目，以及具铰纲的鞘壳贝目一直延续到现代（图 13—66）。

关于腕足动物的演化，各家意见不一，其演化趋向可归纳如下：

1．一般认为腕足动物的祖先一“原型”，在前寒武纪已经存在；有人认为从“原型”就辐射状地演化到无铰纲（存在于早寒武世的）四个目（舌形贝目、乳孔贝目、管洞贝目和神父贝目），再演化到始铰纲的各目；并且认为现在分类各目、科是多源的，非同源的。

2．无铰纲无铰牙和铰窝，自始铰纲出现原始的铰牙和铰窝后，铰合构造渐趋复杂；无铰纲壳开闭自由，始铰纲壳的开闭已有明确的铰轴和支点。与此相适应的是无铰纲肌系复杂，具斜肌，可左右前后牵动两瓣；始铰纲、具铰纲、腕铰纲等肌系逐渐趋于简化。

3．无铰纲的肉茎是从胚体的腹部长出，一般从两瓣间伸出，一些类型从腹瓣的茎沟或茎孔伸出；其外套膜不反转，具肛门，但髑髅贝可能后期无肛门，始铰纲较多继承无铰纲的这些特点，但肉茎完全从腹瓣的茎沟伸出。具铰纲的一些类别（如扭月贝），肉茎可能仍从腹部长出，但其它类型则从尾部长出，背部的外套膜反转，无肛门，这可能是因后部铰合器官发育，不便于排泄，而完全从口孔排出。腕铰纲的肉茎完全从尾部长出，外套

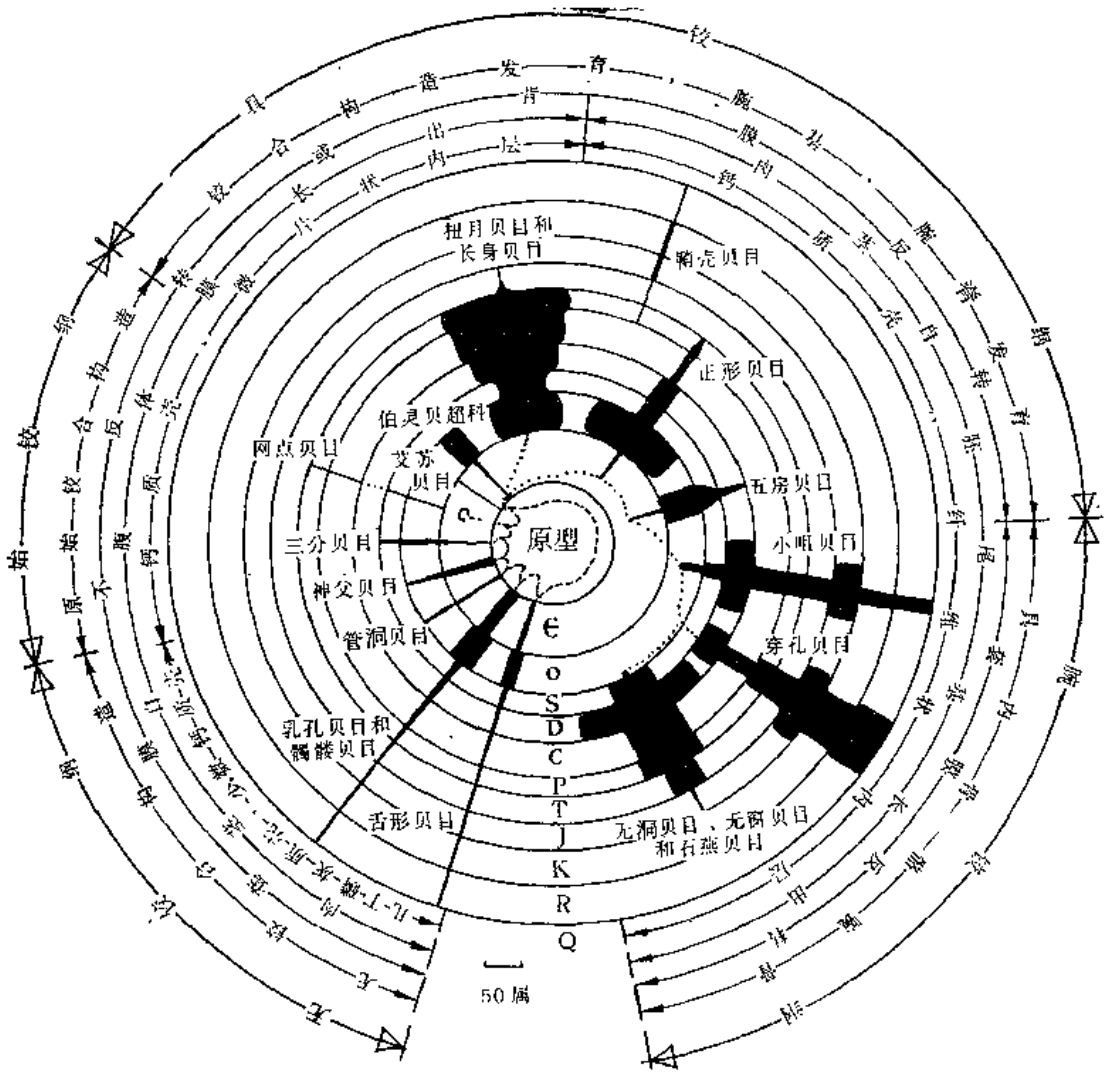


图 13—66 腕足动物地史分布及演化趋向示意图

膜全部反转。

4．无铰纲和始铰纲的腕完全是软体，且无固定硬体支点；具铰纲的腕支持都是外骨骼，其演化趋向是腕基→单腕脊→环状腕脊→多环腕脊；如中国正形贝具腕基，扭月贝具单腕脊（常称铰窝板或腕基支板），围脊贝具环状腕脊、鞘壳贝具多环腕脊。腕铰纲的腕支持是腕骨，属于内骨骼，腕骨的演化趋向是：腕棒到简单腕环，从简单腕环到复杂腕环或者各类腕螺。有人认为具腕环的穿孔贝类是具腕螺的石燕贝类的后代，主要根据是穿孔类在泥盆纪才出现，石燕贝类出现早。这种看法同个体发生相矛盾，如 *Zygospira*（轭螺贝）等的腕骨在个体的幼年期为腕钩（腕棒）随着个体的生长腕骨向前融合成简单的腕环，这种腕环很象穿孔贝目中的 *Centronella*（中脊贝）的腕环，腕骨再前伸而形成腕螺（图13—67）。根据重演律可以推断其演化方向为腕棒→腕环→腕螺，跳过腕环阶段而直接发展到腕螺

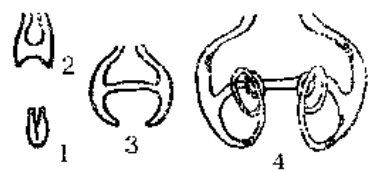


图 13—67 *Zygospira*（轭螺贝）腕骨的个体发生

1—3—幼体的简单的腕环期；
4—成体的腕螺

是不可理解的。很有可能穿孔贝目在泥盆纪前早已存在，一些原始的类型，可能被误认为五房贝类，预期将会有新的发现证明这一点。

5．腕足类的壳质成份从几丁磷灰质壳发展为钙质壳，无铰纲大多数为几丁磷灰质，其它各纲全为钙质壳，磷灰质仅有微量散布在壳中。原始类型一般为无疹壳，疹壳和假疹壳是后来出现的。低级钙质壳腕足类的内层都为微片状，较高级的腕足类钙质内层都为纤维状，甚至有棱柱状的第三层。

七、生　　态

腕足类是海生固着底栖的生物，其对海底性质、深度、盐度等都有一定的要求，所以是很好的指相化石。

现代腕足类的生活环境，现代腕足类主要生活在浅海和陆棚区，但在半深海和深海区的各种深度都有发现。一般无铰纲大都生活在潮汐带和水深小于 30 米的滨海区。腕铰纲的穿孔贝类，分布在 200 米深的海区以内的约为 32%。以外的约占 29%，在 200 米深左右的海区占 39%。具铰纲的鞘壳类在地中海生活在 20 到 25 米之间。现代腕足类在中国海域（黄海、东海、南海）及其它内海都有大量的发现，世界其它各地如日本海、北美太平洋沿岸，新西兰、澳洲等沿海以及南极北极都有发现。

现代腕足类对盐度的要求较高，正常盐度千分之三十五最适于腕足类生活，盐度小于千分之三十腕足类生存的很少；波罗的海和类似盐度的其它北欧海岸没有腕足类就是这个原因。

现代腕足类在砂底、岩底、碎砾和粘土泥底都有分布，穴居的舌形贝（海豆芽）喜欢砂质底，固着生活的腕足类喜欢岩底和有碎砾、碎壳的海底。现代腕足类常与珊瑚、蠕虫、藻类、软体动物、棘皮动物等共生。

固着方式　腕足类幼虫浮游期后大都以肉茎固着于坚固的物体上，称为茎系的固着方式；有的腕足除肉茎外，还有茎丝辅助肉茎固着，如现代深海的穿孔贝 *Chlidonophora chuni* 肉茎末端有线状“须根”（图 12—8,6），三叠纪的 *Thecocyrtelloidea tubulosa*（细管似盒弓形贝），三角板上有多排茎丝管，推测是茎丝辅助肉茎固着的方式。许多类别幼年时有肉茎，成年时则退化；有的以腹瓣自由躺卧，如扭月贝类的某些属种；有的以后缘刺锚在海底，如戟贝；有的以腹瓣的刺支撑，如长身贝类的某些属种；腹瓣特化成珊瑚状的前李希霍芬贝，则以根状壳刺固着；有的以基面楔入泥砂中，如三分贝、倾脊贝和石燕贝类的某些属种；有的以腹瓣胶粘在坚硬物体上，如蕉叶贝，髑髅贝，它们终身无肉茎。有些腕足类固着在藻类等漂浮物体上营假漂浮生活。

化石的生活环境　根据保存化石的岩石性质，共生生物和古地理面貌，以及用将今论古的原理对比腕足化石和现代腕足类，推测化石腕足类的生活环境。一般认为腕足类大多生活在浅海、温暖、盐度正常且宜于固着的海底环境。

腕足类化石在各类沉积岩中均有发现，但以灰质、泥灰岩、页岩和粉砂岩中发现较多，保存较好。古生代的腕足化石常出现于礁相中，与珊瑚、层孔虫、苔藓虫、海绵、鲢等浅浅海生物共生。所以一般认为古生代腕足类大概都是生活在阳光充足的浅海中，中生代以后发现与某些深水的生物共生。所以从化石上可以看出腕足类从阳光充足的浅海向弱光半

深海甚至无光的深海迁移的过程。有人统计过居住在各个深度的现代腕足类，来源于古生代、中代生和第三纪三个不同地史时期的属的比例，如下表：

现代深度（米）	0—10	10—200	200—2000	2000+
古生代	12%	3%	0%	0%
中生代	25	23	21	10
第三纪	63	74	74	90

这表的数字说明古生代的类型在现代海洋 200 米深以外没有发现，来源于中生代的在 200 米深以外有少数代表，第三纪的类型在 200 米深以外较多，这同化石资料完全一致。

有时，腕足类化石出现在黑色笔石页岩中，以及有多量硫化氢的还原环境中，这种环境没有底栖生物，所以其中一些化石，一般认为可能是假漂浮的腕足类，它们原来生活在阳光充足的水体表层，死后方下落埋葬而保存在还原环境中。

第十四章　软体动物门(Mollusca)

一、一般特征及分纲

软体动物是无脊椎动物中数目众多的一个门类，已知的现代和化石种共有12万个，约占动物物种总数的11%。陆上、淡水、咸水中均有代表，包括了壳形极不相似的蜗牛、河蚌、海螺及乌贼等。都是三胚层具体腔的动物，基本构造相似，身体柔软而不分节，但常可分为头、足、躯干和外套膜四部分；除大多数成年期的腹足动物外，身体两侧对称；肌肉足发育；大多数以鳃呼吸；一般具发育的壳（图14—1）。

软体动物身体大部分或全部被外套膜包裹着。外套膜富含腺细胞，能分泌硬壳。位于体外的硬壳叫外壳（大多数），位于体内称内壳（少数）。壳多属钙质，海生种类壳一般为

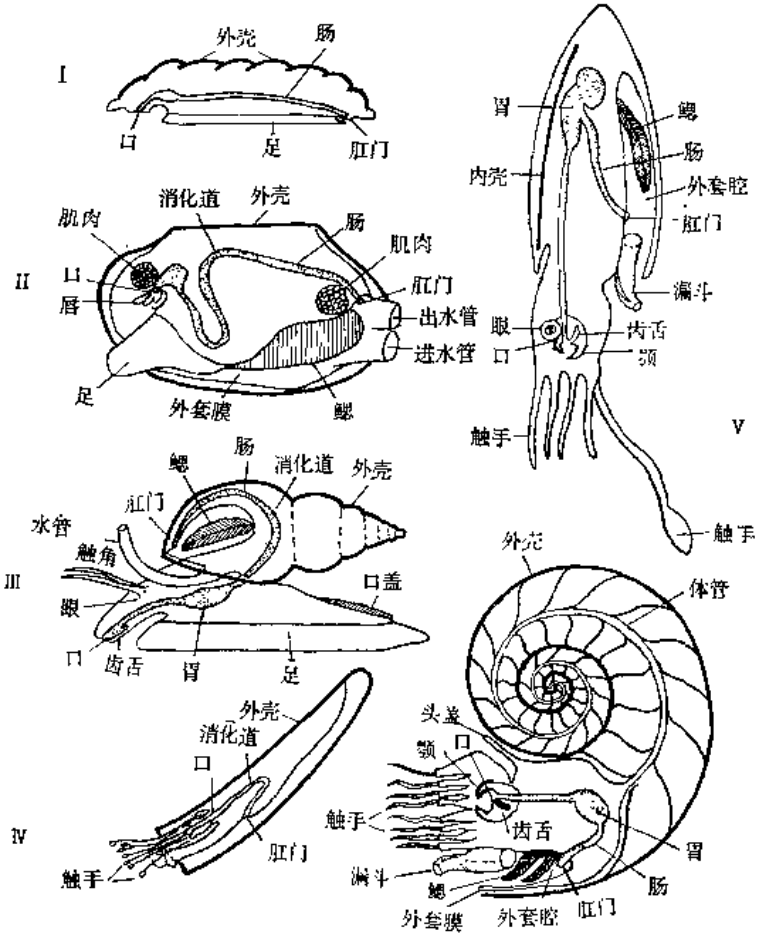


图 14—1　双神经类、双壳类、腹足类、掘足类及头足类软体与壳的关系示意图

I—双神经类；II—双壳类；III—腹足类；IV—掘足类；V—头足类；
上—内壳亚纲；下—外壳亚纲

方解石和霰石质，而陆生和淡水介壳多属霰石质。

根据硬壳和软体等特征，本门动物可划分为九个纲：

1．单板纲（Monoplacophora），如：Neopilina（新喙螺）。早寒武世至现代。

2．双神经纲（Amphineura），如：石鳖。晚寒武世至现代。

3．无板纲（Aplacophora），如：龙女簪。

4．腹足纲（Gastropoda），如：田螺、蜗牛。寒武纪至现代。

5．掘足纲（Scaphopoda），如：角贝。奥陶纪至现代。

6．双壳纲（Bivalvia），如：河蚌、蛤。寒武纪至现代。

7．头足纲（Cephalopoda），如：章鱼、乌贼。寒武纪至现代。

8．竹节石纲（Tentaculita），如：竹节石、塔节石。奥陶纪至泥盆纪。

9．软舌螺纲（Hyolitha），如：软舌螺。寒武纪至二叠纪。

二、单板纲(Monoplacophora)

单板类身体的背部具有帽状、匙状或低锥状的单壳。壳口近圆形至近椭圆形，壳顶端钝或尖，常向前方作不同程度的弯曲，壳表具有同心纹饰。其软体结构在现代的*Neopilina galatheae* Lemche（图14—2）中表现为：具口的头部在前且显著。足在腹部。躯干中最引为注目的是具有五对羽状鳃和肌肉，后者固着于贝壳内面而留下肌痕。

单板类自寒武纪开始出现，其壳形及肌痕随种类的不同而有明显的差异。（图14—3，

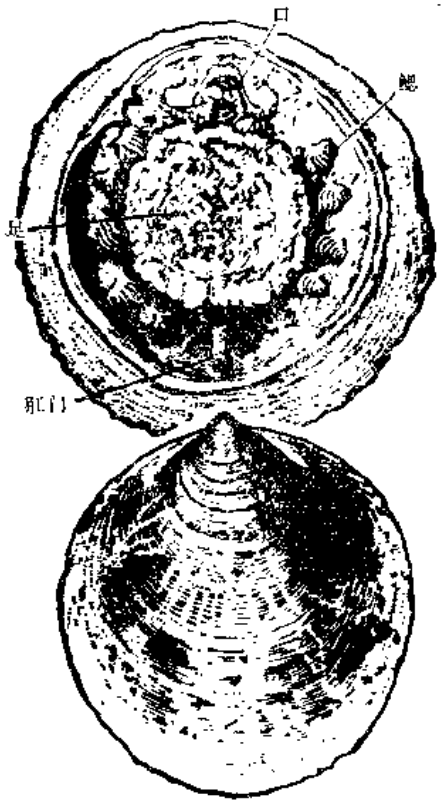


图 14—2 *Neopilina galatheae* Lemche
×4，现代

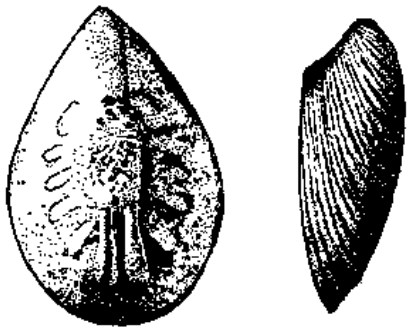


图 14—3 *Proplina cornutaforma*
×1.3，ϵ_3—O

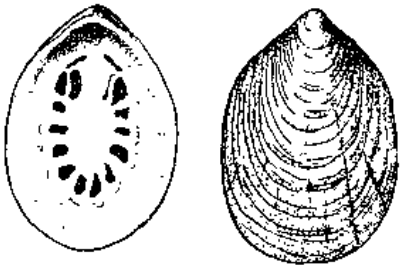


图 14—4 *Pilina unguis* (Lindström)
×0.7，S_2

图14—4)

三、双神经纲(Amphineura)

双神经纲也称多板纲，是较原始的海生软体动物，身体两侧对称，体腔显著，神经系统呈索状，身体背面具有八块骨板。以现代的双神经类石鳖（*Chiton*）为例（图14—5），说明本纲构造。石鳖身体扁平，头在前端，足在头部的后方，占腹面的绝大部分，作匍匐爬行之用，吸附能力极强。背面八块骨板呈复瓦状连在一起；可卷曲。最前面一块是头板，最后一块为尾板，中间的六块称中间板。骨板的上层是几丁质，掺杂有钙质，下层均为钙质组成。骨板的形态、大小和花纹随种类而不同。

双神经类动物分布自潮间带至深海海底，通常以潮间带的种类和数量最多。化石自晚寒武世开始即有出现。例如*Olingechiton triangulatus*（图14—6），产于白垩纪。

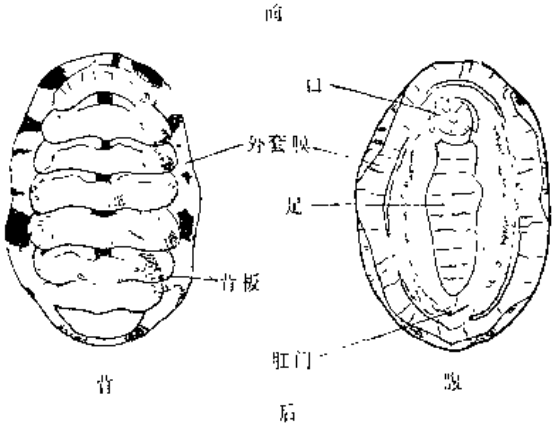


图 14—5 *Chiton*的一般特征

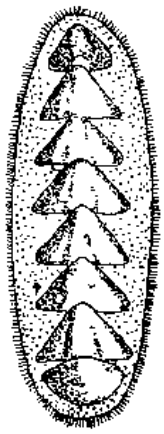


图 14—6 *Olingechiton triangulatus* Senou ×1, K_2

四、腹足纲(Gastropoda)

（一）一般特征

本纲是现代软体动物中最大的一纲，现代约有88,000种，分布极广，海水、半咸水、淡水及陆生均有，习见的如蜗牛、田螺、海螺等。

腹足纲的足位于身体腹面，是扁平的爬行器官。由于移动底栖生活，故其头部及口、触角、眼等器官发达。口腔中有齿舌，为几丁质的舌状物，表面生许多排横列小齿，可咀嚼。齿的数目、排列与形状各有不同，是现代腹足动物的重要分类根据之一，但齿舌化石很少。

腹足纲的软体和外壳在个体发生过程中扭转卷曲，结果形成扭转的内脏囊和螺旋的外壳。

（二）基本构造

1．壳形与定向　腹足纲常见壳形如图14—7所示。螺壳的定向是，将壳顶朝上，壳

口朝下、面向观察者，此时大多数螺壳壳口在观察者右方，叫右旋壳；少数在左方，叫左旋壳（图 14—7）。顶端叫壳顶（生活时的后方），与壳顶相对的一端叫壳底（生活时的前方），口侧叫口方（腹方），相反一侧叫背方。

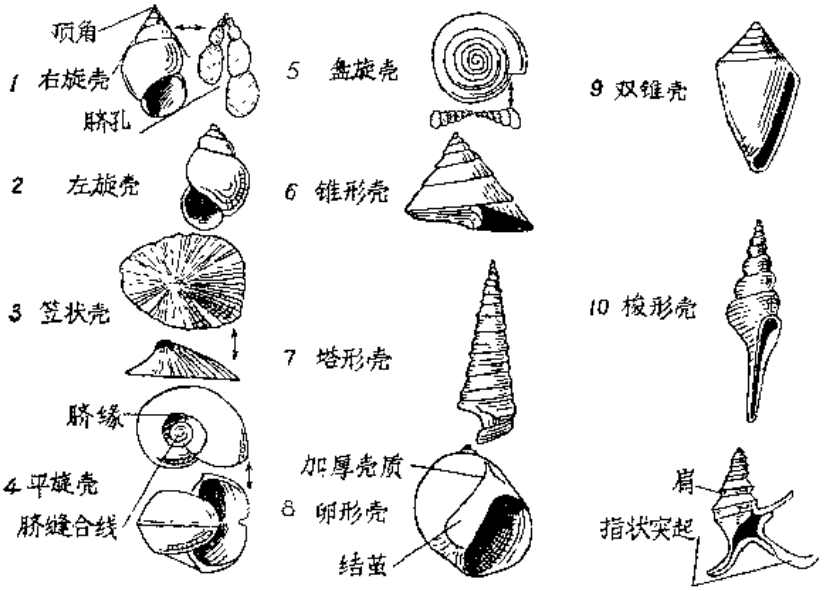


图 14—7 腹足纲的壳形

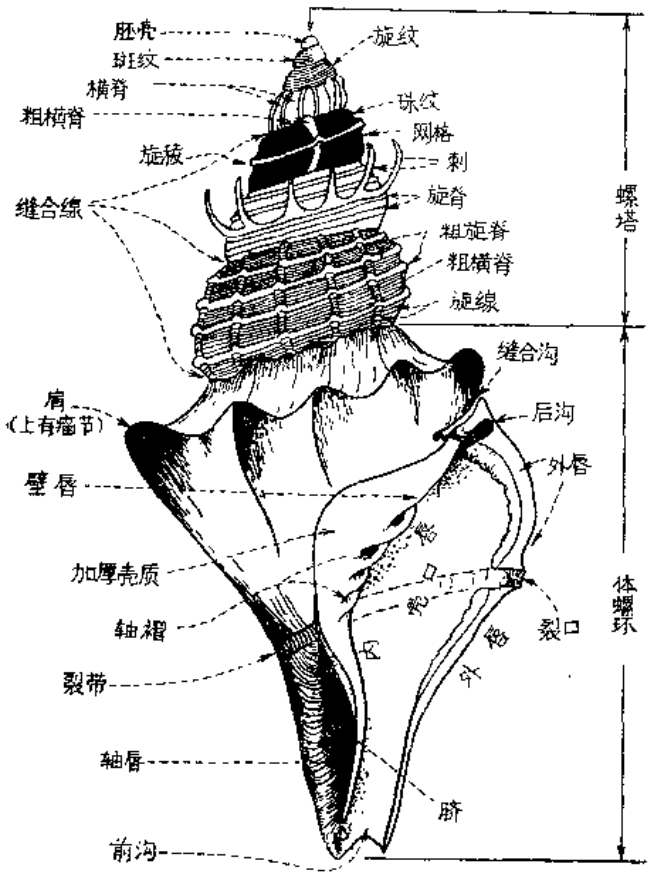


图 14—8 腹足纲基本构造（综合示意）

2．螺壳结构（图 14—8） 螺壳是一个不分隔的螺旋空壳，由许多螺环组成。螺壳沿轴旋360°即构成一螺环。壳顶端为胚胎期分泌的壳，叫胚壳，胚壳光滑，与壳体本部壳饰不同，其旋向亦可不同。螺壳的最后一环叫体螺环，是生活时容纳头部和足之处。螺壳除体螺环以外，包括胚壳在内的所有螺环，合称螺塔。整个螺壳两侧切线的交角叫螺角或侧角（有的书上亦叫顶角），最初几圈螺环的切线交角则叫顶角。两者相等或不等（图14—9）。相邻螺环的外接触线（接触面的外缘）叫缝合线，如此线深凹，则叫缝合沟。每一螺环的垂直切面（通过旋轴或脐中央的切面）叫螺环切面（图14—10）。切面或圆滑或具棱。螺环中、上部壳面明显转折的棱叫做肩；肩以上至缝合线间的部分壳面叫肩部(上斜面)；棱可多于一条（图14—10）。直径最大的螺环圆周

线叫周缘。

轴和脐　当螺环互相紧接地旋转，其内壁互相接触，则沿旋转轴形成实心的轴。如不紧旋，内壁不互相接触，每一螺环中央留下圆孔，整个螺壳便在旋转轴处形成漏斗形空间，叫脐（图14—10）。壳的轴部有时有褶皱，是肌肉附着处。

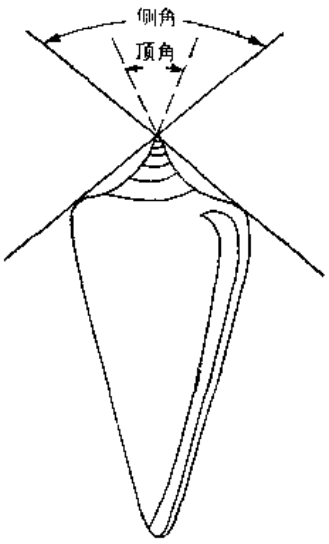


图 14—9　侧角和顶角

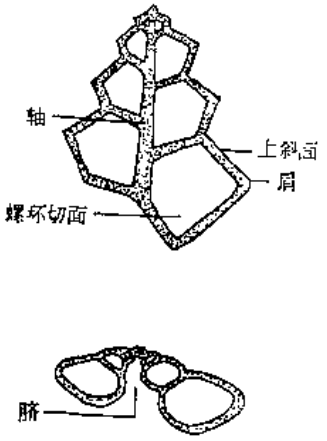


图 14—10　螺环切面，轴和脐

壳口　壳口可有口盖（角质屑或钙质）或无口盖。壳口四周边缘叫做口围，口围划分如下：

- 内唇—与螺环和轴邻接的部分
  - 壁唇—内唇上部，与螺环面相连
  - 轴唇—内唇下部，与旋轴相连
- 外唇—与螺环和轴相离的部分

外套膜向内唇及相邻壳面上分泌的光滑壳质叫加厚壳质。堆在内唇前端，部分或全部覆盖在脐孔的粗厚壳质叫结茧。外套膜在壳口前、后端形成水管，供给呼吸和排泄所需的水流，有时这些水管伸出处在壳上形成沟状缺口，分别叫前沟（进水的水管沟）和后沟（出水的肛沟）。有的腹足类由两端进水，而在外唇中央形成一缺口，为出水的肛管所在，缺口呈V形或U形，两边不平行者叫缺凹，两边平行者叫裂口，此裂口在生长过程中为壳质所填补，即成裂带。

3．壳饰　分为两组，横穿过螺环，而与缝合线相交者，称为轴向或横向饰；与轴环平行的称为旋向饰；两者相交后则成网状饰。每组又按粗细分为粗脊、脊、线和纹。壳质增长的线条叫生长线，也属横饰。生长线与口缘平行，其粗细与弯曲反映壳口的轮廓，是划分小分类单位的重要根据。

4．壳的成份和结构　由甲壳素组成的角质层或表壳层在化石中多不保存。壳层主要成分为碳酸钙（霰石或方解石），最常见的结构是交错薄片结构，每一片垂直于壳面，呈长狭条状，本身由次级片叠成，次级片与首级片长轴呈41°角斜交。相邻首级片

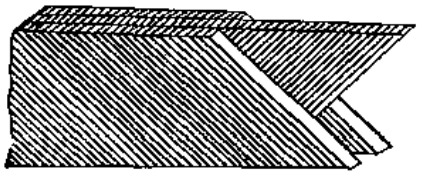


图 14—11　壳的结构

中次级片斜向相反（图 14—11）。

（三）分类

腹足纲的大的分类单位几乎完全根据软体的性质，如神经系统、呼吸器官(肺或鳃)，足的构造和用途，齿舌的排列和数目等。仅在较小分类单位如科、属等才应用螺壳特征为分类依据。现将通用分类列表如下：

亚　纲	呼吸器官及其对心脏位置	神　经　索	螺　壳　特　点	时　代
前鳃亚纲	鳃，在心脏前方	交叉	壳发育多样，多具口盖	$\in_1$—Rec.
后鳃亚纲	鳃，在后方（侧方）	次生变直	壳简单光滑或退化消失	C_1—Rec.
肺螺亚纲	肺，多在前方	次生变直少数交叉	壳简单光滑或消失，绝大多数无口盖	C—Rec.

前鳃亚纲是化石最多的一类，又分为三目：

目	软体特征	口　　凹　　沟	口　盖	齿　舌	内壳层	时　代
古腹足目	（略）	全缘、或有缺凹、裂口、裂带，无前后沟	有或无	多排多齿	常为真珠质	Pz为主（$\in_1$—Rec.）
中腹足目		全缘或有前、后沟，前沟不呈管状，沟状	多为角质	多排少齿	无真珠质	Mz—Kz为主（S—Rec.）
新腹足目		有前、后沟。前沟呈沟状或延长呈管状	角质	少排少齿	—	Kz 为主（K_2—Rec.

（四）各类化石代表

1．前鳃亚纲　大部分化石腹足类属此。

1）古腹足目

Bellerophon Montfort, 1808（神螺）　壳近球形，平面包旋式，左右对称。壳口椭圆或近圆形。外唇中央具裂口，裂带发育而位于对称面上，有时呈棱脊状。此外壳面无旋脊，仅具生长线。这一类均已绝灭，近来有人主张其内脏囊没有扭转，应归属单板纲（图 14—12）。奥陶纪至三叠纪。

Donaldiella Cossmann, 1903（冬纳氏螺）　螺塔高螺环多，螺环切面棱角状，位于中部的周缘旋棱最明显。紧旋具轴。裂带凸（图 14—13）。奥陶纪至志留纪，我国中奥陶世。

Hormotoma Salter, 1859（链房螺）　螺塔高，螺环多，切面凸圆，缝合线内凹。壳口窄，椭圆形。缺凹宽，裂带位于轴环中或下部，但内核上看不到。壳面具生长线（图14—14）。奥陶纪至志留纪。

Lophospira unitfield, 1886（脊旋螺）　壳圆锥形，螺塔较高，但侧角较大，螺环数较上两属少，螺环切面棱角状，脐小或无。壳口方圆形，具缺凹，裂带位于周缘棱上。表

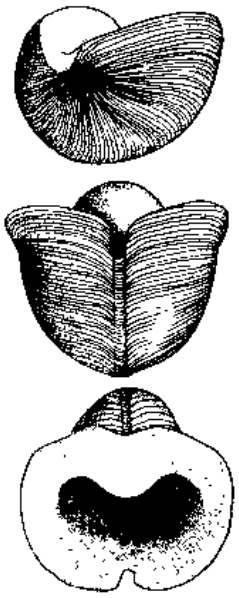


图 14—12 *Bellerophon nasulites*
×1，西德，D_2

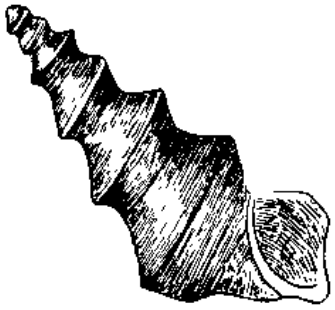


图 14—13 *Donaldiella derwiduii* (Grabau)
×1，河北唐山，O_2

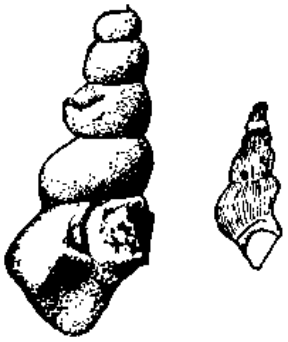


图 14—14 左 *Hormotoma Kiitsingensis* Grabau 内核，口部不全，云南曲靖；右 *Hormotoma doguieri* Grabau 口部不全
×1，河北临榆，O_1

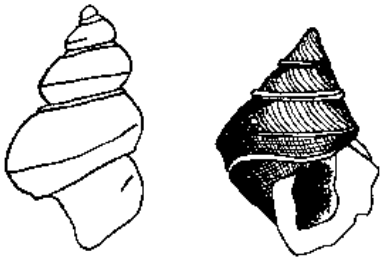


图 14—15 *Lophospira morrisi* Grabau 及其内核（左）
×1，注意裂带在周缘旋棱上，河北唐山，O_2

图 14—16 *Worthenia tuberculifera* Koken
×1，贵州青岩，T_2

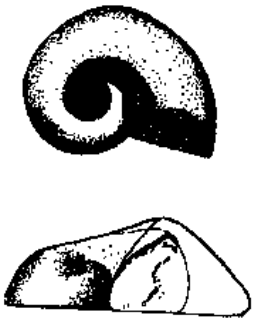


图 14—17 *Maclurites neritoides* (Eichwald)
×1，湖北宜昌，O_1

面具生长线（图 14—15）。奥陶纪至泥盆纪，我国多见于早、中奥陶世

Worthenia Koninck, 1883（沃氏螺） 塔锥形或圆锥形，螺塔较高，呈阶梯状。具一或二条旋棱，上旋棱仅于体螺环下部才出现，壳口方圆形，具裂口及裂带，裂带位于上旋棱上。壳面具网状饰及瘤粒（图 14—16）。泥盆纪至三叠纪。

Maclurites Lesueur, 1818（马氏螺） 盘形，上侧凸，下侧平。螺塔凹陷。体环的下边缘棱角状。壳口斜，呈不规则的半圆形。壳饰有旋纹及生长线，在下侧面的生长线弯曲。（图14—17）。奥陶纪。

Ecculiomphalus Portlook, 1843（松旋螺） 一盘旋，松旋或相互接触。螺环少，扩大快，螺环切面呈梯形（内、外壁平行）。上壁与外壁构成旋棱，下壁圆凸，具生长线，在旋棱处形成缺凹（图14—18）。奥陶纪至志留纪，中国常见于早、中奥陶世。

Euomphalus Sowerby, 1814（全脐螺） 盘旋状至低锥状，螺环互相接触，螺环切面近圆或圆多边形，其上壁中央具旋棱，外壁及下壁圆凸，有时各在中部具弱棱。生长线缺凹在上壁旋棱处（图14—19）。奥陶纪至侏罗纪。我国常见于石炭纪至二叠纪。

Naticopsis Mccoy, 1844（似玉螺） 椭圆形，低螺塔，大体环。螺环切面圆，壳口卵形，外唇几成直线，但与螺轴斜交；内唇加厚，无脐（玉螺*Natica*有脐）。仅具生长线，在上缝合线下边成束出现（图 14—20）。泥盆纪至三叠纪。

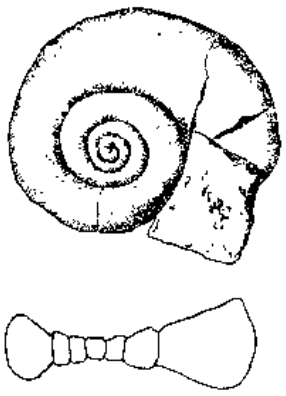


图 14—18 *Ecculiomphalus Kushanensis* (Grabau) ×1
顶视及横切面，河北唐山，O_2

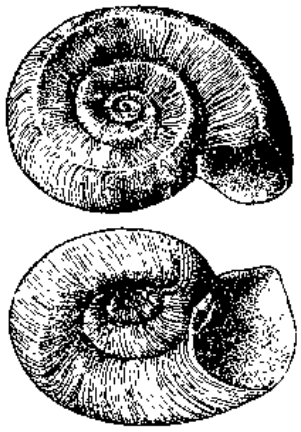


图 14—19 *Euomphalus pentangulatus* Sowerby
×1，英国，C_1

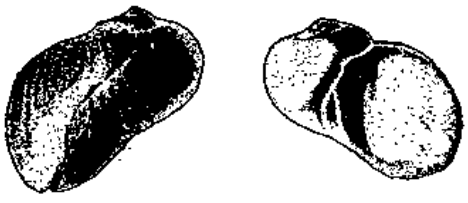


图 14—20 *Naticopsis signata* Koken
×1，贵州青岩，T_2

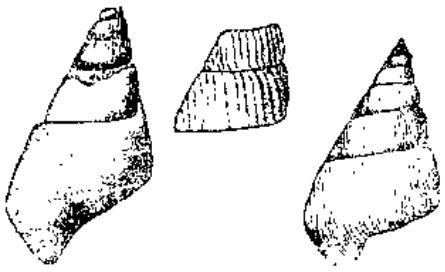


图 14—21 左，中，*Bellamya clavilithiformis* (Grabau)
壳（×2）及壳饰（×6），辽宁义县，J_3
右，*Bellamya fergtienensis* (Grabau)
×2，辽宁义县，J_3

2）中腹足目

Bellamya Tousseaume, 1886（环棱螺） 圆锥形或低锥形。螺环外面近于平，体螺环大，上、下各具旋棱。脐孔窄小。口围全缘(无凹缺)，口卵圆形，二端角状(图14—21)。侏罗纪至现代。淡水生活。

3）新腹足目

Murex Linné, 1758（骨螺） 壳膨大，螺塔低，为少数角状螺环组成。体环大。壳口圆或稍伸长。前沟长。壳面具很多粗横脊，棘刺或粒状突起及明显的旋肋（图14—22)。中三叠世至现代。我国台湾 N_2。

2．后鳃亚纲 这一类全属海生，化石很少。壳简单光滑或退化消失。我国台湾上新统有少量代表。

3．有肺亚纲

Radix Montfort, 1810（萝卜螺） 卵圆形，螺塔短小而尖。体螺环十分膨大。壳口扩大，椭圆形，内唇翻转，轴部弯曲。壳薄，具生长线（图14—23)。第三纪至现代，淡水生活。

Gyraulus Carpentiey, 1837（小旋螺） 壳小，盘旋形，少数低锥状。为4—5个迅速增长的螺环组成，螺环切面圆。体螺环近壳口处略扩大并斜向下侧。壳口椭圆形，除生长线外，有时有旋线（图14—24)。第三纪至现代。

Pupilla Leach, 1831（蛹形螺） 壳小，蛹形。壳顶钝，体环小，底部倾斜。脐孔

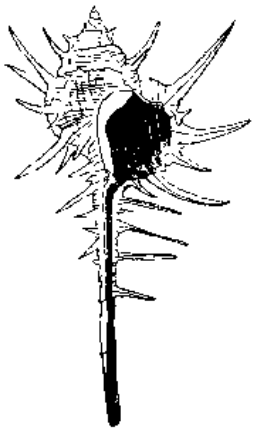


图 14—22 *Murex tribulus* Linnaeus, ×2, N_2

图 14—23 *Radix niangtzeinsis* (Ping), ×1, 山西娘子关, Rec

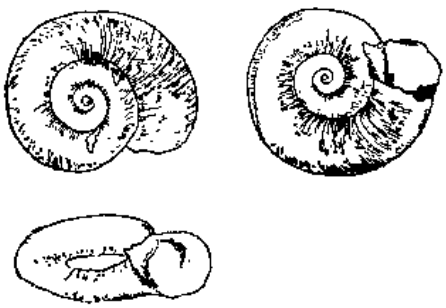


图 14—24 *Gyraulus chihliensis* ×4, 河北周口店, Q_2

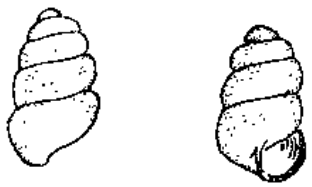


图 14—25 *Pupilla micra* ×10, 河北周口店, Q_2

窄；壳口小，半圆形，口缘完整，有1—5个钝的齿状突起，位于壳口后端的齿突保存良好。外唇稍厚，内唇翻转显著。壳面具细饰纹（图14—25）。新第三纪至现代。

（五）演化、生态与地史分布

腹足纲的演化与其生态适应有密切关系，简言之，前鳃亚纲是适应海生底栖爬行为主的，其一支向着暂时性游泳—永久性游泳或漂浮的方向，演变为后鳃亚纲。又分出一支向着淡水和陆地生活发展，演变为肺螺亚纲。各自的软硬体演变趋势如下表所示（注意，这是概略性的，有很多例外情况）。

腹足纲的生态与演化关系

演化系列		生态		演变趋势	
		环境	运动方式	软体	硬体
前鳃亚纲 古腹足目 → 中腹足目 → 新腹足目		海相为主	底栖爬行为主	两鳃，两心耳→一鳃（双排叶片），一心耳→一鳃（单排叶片），一心耳 神经系统日益集中	口围裂口或缺凹→前，后沟→前沟成为水管沟。 齿舌排数及每排齿数减少。 壳形，壳饰趋于多样化。
		少数为淡水漂游及陆上生活，有与后鳃类，肺螺类相似趋同适应			
→后鳃亚纲		海生	暂时游泳或漂浮	内脏囊进行扭转，使鳃复位后方，神经索不交叉。 外套腔退化（与漂浮有关）	壳光滑简化→变为内壳→退化消失无孑（适应漂浮）
→肺螺亚纲	基眼目（眼在触角基部）	淡水为主	底栖爬行	外套腔转变为肺	壳光滑简单，少数退化（与淡水，陆生有关）
	柄眼目（眼在触角顶端）	陆生为主			

腹足纲的地史分布　古生代以古腹足目为主，中生代以中腹足目为主，新生代以新腹足目、后鳃亚纲、肺螺亚纲为主。有四个繁盛时期，第一个在奥陶纪，由古腹足目的辐射适应造成；第二个在石炭纪，以古腹足目的代表为主，同时也是中腹足目、后鳃亚纲、肺螺亚纲产生的时期；第三个在侏罗、白垩纪，由中腹足目造成，我国东部主要是淡水种类，西藏已发现海相种类；最后是新生代，在中国大陆主要是淡水和陆上螺类，台湾有丰富的第三纪海螺。总的来说本纲是时代越新越盛，现代达全盛。第三、四两繁盛期的化石，已渐成为地层划分对比的重要分子。

五、掘　足　纲(Scaphopoda)

掘足纲是两侧对称的软体动物，身体被包在管状外壳内，壳圆、锥状、微弯，下凹边为背方，凸边为腹方。壳的两端开口，壳内无隔壁。壳面光滑或有横纹及纵脊。

掘足动物生活于海水中，挖泥生活，只壳的后端露于泥外，一般生活在30～800米以

上深的海水中，对这种生活的适应结果，发育了适于掘泥的长锥状或铲状足(图14—26)。

掘足动物出现于奥陶纪，一直延至今日，它们的典型代表为 *Dentalium*（角贝）出现于始新世至现代（图14—27），这属的外壳微弯，后端变小，表面经常有纵纹。

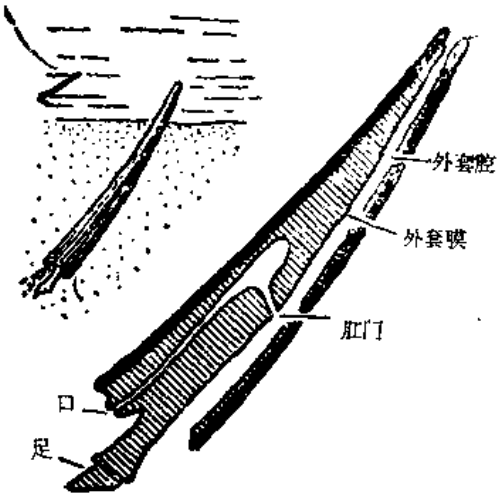


图 14—26　现代掘足类的纵切面，左方是生活时的情况

图 14—27　*Dentalium* sp. ×0.5

六、双　壳　纲(Bivalvia)

（一）一般特征

本纲绝大多数两侧对称，习见的例子如海扇（*Pecten*）、蚶（*Arca*）、珠蚌（Unio）等。有左右两片外套膜，分泌双瓣的壳（图14—28），故叫双壳纲。

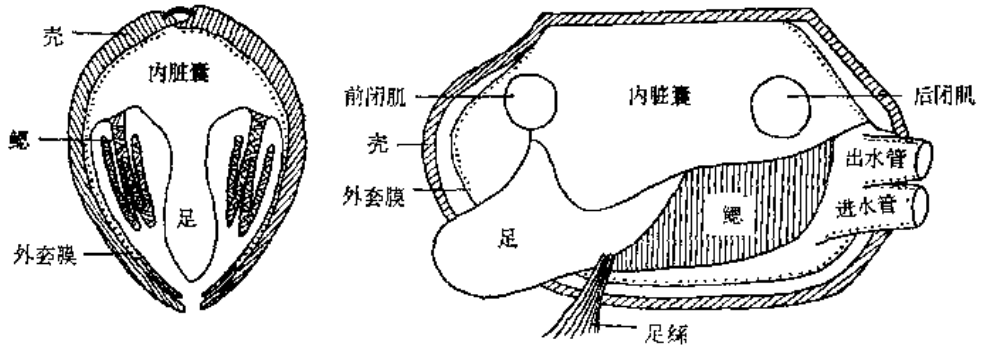


图 14—28　双壳纲解剖

左—横剖面；右—纵剖面

外套膜之间的空腔叫外套腔。腔内有呈瓣片状的鳃，故又名瓣鳃纲（Lamellibranchiata）。鳃是呼吸器官，其结构由简单至复杂，可分原鳃、丝鳃、真瓣鳃和隔鳃四种（图14—29）。

足位于身体前腹方，常似斧形，故又名斧足纲(Pelecypoda)。足伸出于两壳瓣之间，用以挖掘泥沙，移动身体或钻孔等。很多双壳类还在足后伸出一簇丝状的足丝，以粘着在外物上。成年个体足丝发育的，足常退化。

双壳纲依靠外套膜上的纤毛有规律地运动，造成出、入两股水流。入水流带来食物和氧气，出水流排出新陈代谢废物。穴居种类的后部外套膜边缘连结成入水管（在下）和出水管（在上）以伸达地面，并分开出、入水流。

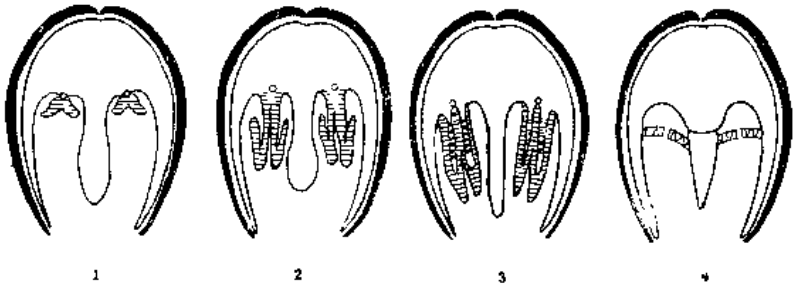


图 14—29 双壳纲的鳃的构造类型（横剖面）

1—原鳃；2—丝鳃；3—真瓣鳃；4—隔鳃

（二）基本构造

1．壳形 双壳纲一般具有两个互相对称的、大小一致的瓣壳（左壳和右壳）。每瓣壳本身前后一般不对称，其上、下、前、后边缘分别叫做背缘、腹缘、前缘和后缘，定向的方法见后文。有些种类由于对固着、漂游或偃卧生活的长期适应，造成两瓣不等。常见的壳形见图 14—30。

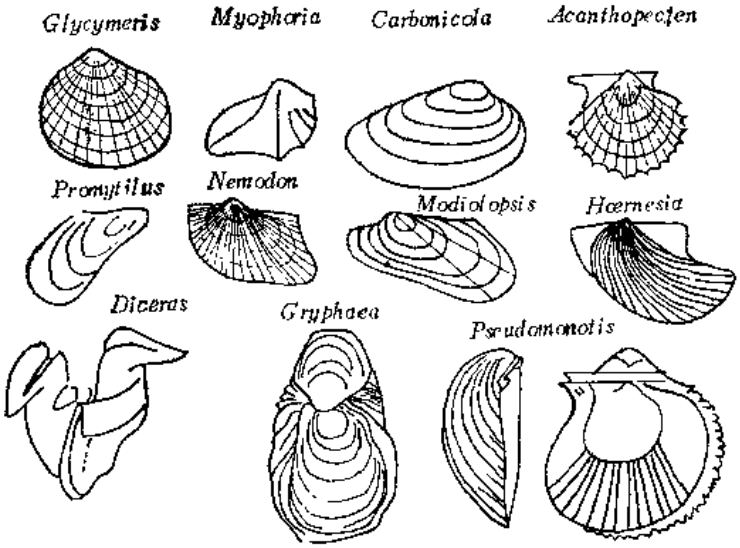


图 14—30 双壳纲壳外形

顺序为：第一排，圆形，三角形，卵形，扇形
第二排，壳菜蛤形，四边形，偏顶蛤形，斜扇形
第三排，不规则形，左壳掩覆，左凸右平（前视、侧视）

2．壳的外部结构（图 14—31）最早形成壳尖叫做喙（壳咀），喙多数向前指（前转），也有垂直向上（正转）或向后指（后转）者。包括喙在内的壳顶部最大弯曲区叫壳顶。有些种类由喙向后腹方伸展一条隆脊，叫后壳顶脊，后壳顶脊与后背缘之间的壳面叫后壳面（有的书上称为水管区，但有后壳面的不一定都有水管）。少数种类有前壳顶脊，在喙下常有一个在成因和表面形态上均与壳面不同的面，有的是在喙与两瓣铰缘之间或平或微凹的

面，叫基面。它是两韧式外韧带附着处。有的是限于喙前呈心脏形的凹陷，叫新月面；有的是限于喙后呈长槽形凹陷，叫盾纹面，后两者可以并存。有些种类铰缘下前端或后端有翼状的伸出部分，称为前耳或后耳（翼）。它与其余壳面或呈过渡，或以槽状凹陷隔开，此凹陷称为耳凹。足丝在前耳凹与前缘相交处伸出，通常在右瓣造成前缘内凹和缺口，叫足丝凹口，在左瓣内凹较浅，叫足丝凹曲。有时两壳不能完全闭合，在后方的开口是水管伸出处，少数在前方开口，是足伸出处。

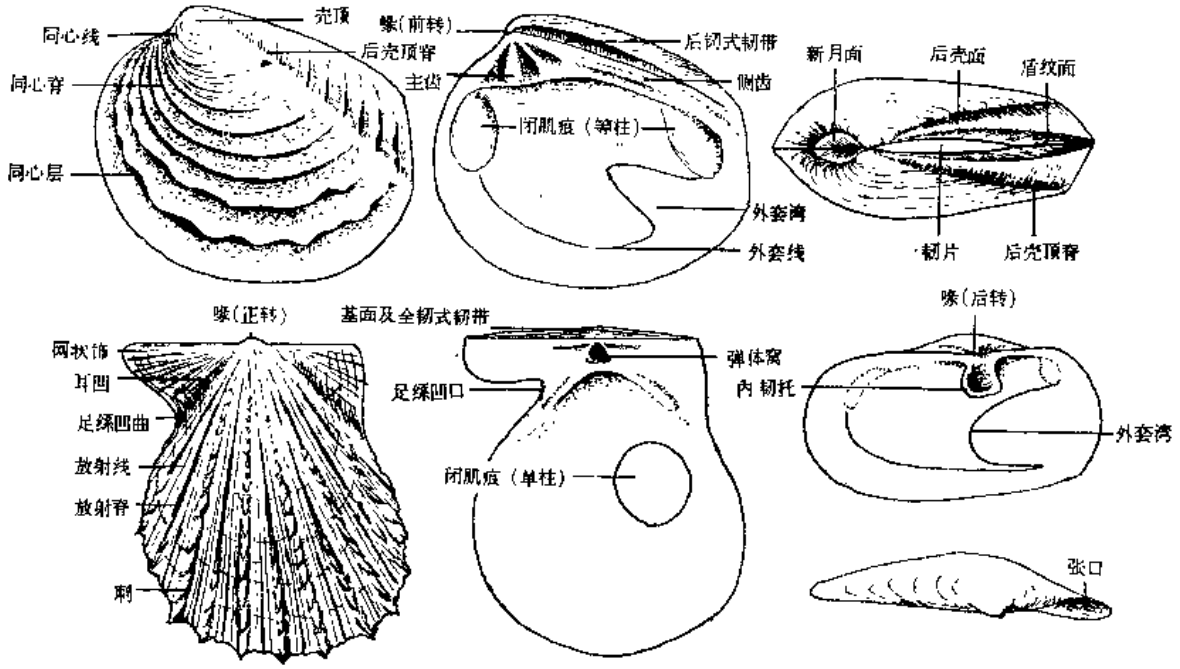


图 14—31　双壳类的基本构造

3．壳饰　壳饰与腕足类相似，除少数光滑者外，通常分为同心与放射两类。每类又各按强度分为线、脊、褶（或层）。同心饰反映生长的过程，亦可叫生长纹（最细一级），线、脊、层等。有的种类同时具以上两类壳饰，相交成网状。有的具瘤、节或刺（图 14—31）。

4．壳的内部构造　壳的内部构造基本上属于四类：外套膜附着痕、肌肉附着痕、韧带附着痕和铰合构造（齿系）。（韧带仅部分属壳内，为论述方便，合并在此叙述）

1）外套膜的近外缘部分附着于壳内面上所留下的痕迹叫外套线（图 14—31）。它与腹缘大致平行，在背部左右两瓣外套膜互相连接，没有外套线。具水管的壳，当双瓣关闭以御敌或阻止泥沙进入时，须将水管拉入壳内，外套膜附着线因此向内移动，使外套线形成弯曲，叫外套湾。在海底表面或浅埋生活的双壳类通常没有水管，其外套线均匀无外套湾。钻入海底泥砂或岩石生活的种类具有伸长的水管；水管越长，则当收入壳内时水管越向内部深入，外套湾也就越深。少数种类水管不再收入或不完全收入壳内，在壳上留下张口，外套湾倒不一定很深（图 14—32）。

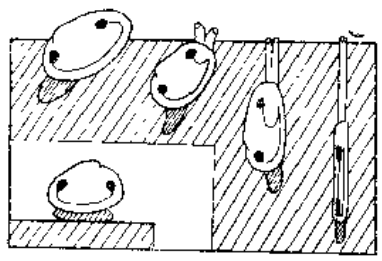


图 14—32　双壳纲挖入深度、水管与外套湾发育的不同情况

2）肌肉主要是司壳的闭合的闭肌，其划分如下：

闭肌
- 双柱类（有两个闭肌）
  - 同柱类（前闭肌，后闭肌近于相等）
  - 异柱类（后闭肌大，前闭肌小）
- 单柱类（有一个闭肌，位于壳内近中央处略偏后）

闭肌附着处为前、后闭肌痕，有些种类围绕肌痕有脊状突起，加强肌肉的附着，小的叫附肌围脊（有的书上与“撑铰器”一词混淆使用●。（图 14—31），此外还有一些较小肌痕，如伸、缩足肌痕等。

3）韧带司壳的开启，按物质成分分为外层的薄片质（受拉张时产生收缩压力，亦能承受压力）和内层的纤维质（受压缩时产生弹性张应力，不能承受张力）。按其在壳上位置分为位于壳外的外韧带和位于壳内的内韧带。韧带的附着物主要有四种（图14—31）：（1）基面和韧带区一为两韧式（少数后韧式）外韧带附着处；（2）韧片一喙后沿铰缘分布的狭片状板，为后韧式韧带（绝大多数为外韧带）的附着处；（3）弹体窝一喙下三角形槽，一至数个，纤维质弹回体（壳内或壳外）附着处；（4）内韧托一由喙下向前伸出的凹板，附着弹回体。薄片质和纤维质韧带与各种附着物以不同的组合形成十几种韧带类型，具有分类意义。

韧带与闭肌相配合，司壳的开与闭（图14—33）。

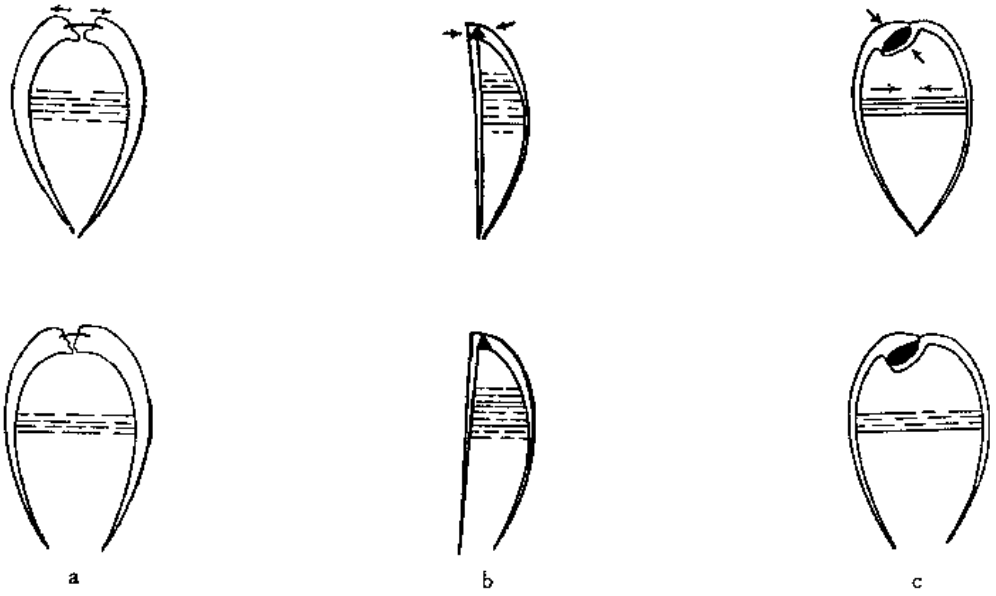


图 14—33 a　薄片质韧带（1）及闭肌（2）司壳开闭

C—闭肌收缩将壳关闭，此时韧带拉伸；B—闭肌放松，韧带缩回呈原状将壳打开

图 14—33 b　弹回体（1）及闭肌（2）司壳开闭

E—闭肌收缩将壳关闭，此时弹回体被压缩；D—闭肌放松，弹回体弹回原状将壳打开

图 14—33 c　同中图但有内韧托

G—闭肌（2）收缩将壳关闭，此时弹回体（1）被压缩；F—闭肌（3）放松，弹回体（2）弹回原状将壳打开

4）齿系　齿系在外壳构造中最具有分类意义和化石鉴定意义。它位于铰缘之下，司两瓣的铰合，由齿及齿窝组成，通常位于沿铰缘分布的铰板上。与腕足类不同的是：每一瓣上齿与齿窝相间，且与另一瓣上间列的窝与齿相对应。齿系在演化中分异为主齿和侧齿。主齿位于喙下，较粗短，与铰缘呈较大角度相交；侧齿远离喙，多呈片状，与铰缘近

● 撑铰器是指喙下支撑铰板或内韧托的突起。

于平行。兹将几种重要齿系介绍如下（图 14—34）。

栉齿型　沿铰缘一系列栉状排列的齿与齿窝，通常排列方向向腹方集中。栉齿型有两类，一类出现最早，不具基面，是双壳纲原始的类型，另一类是后期演化出来的，具基面，又叫新栉齿型。

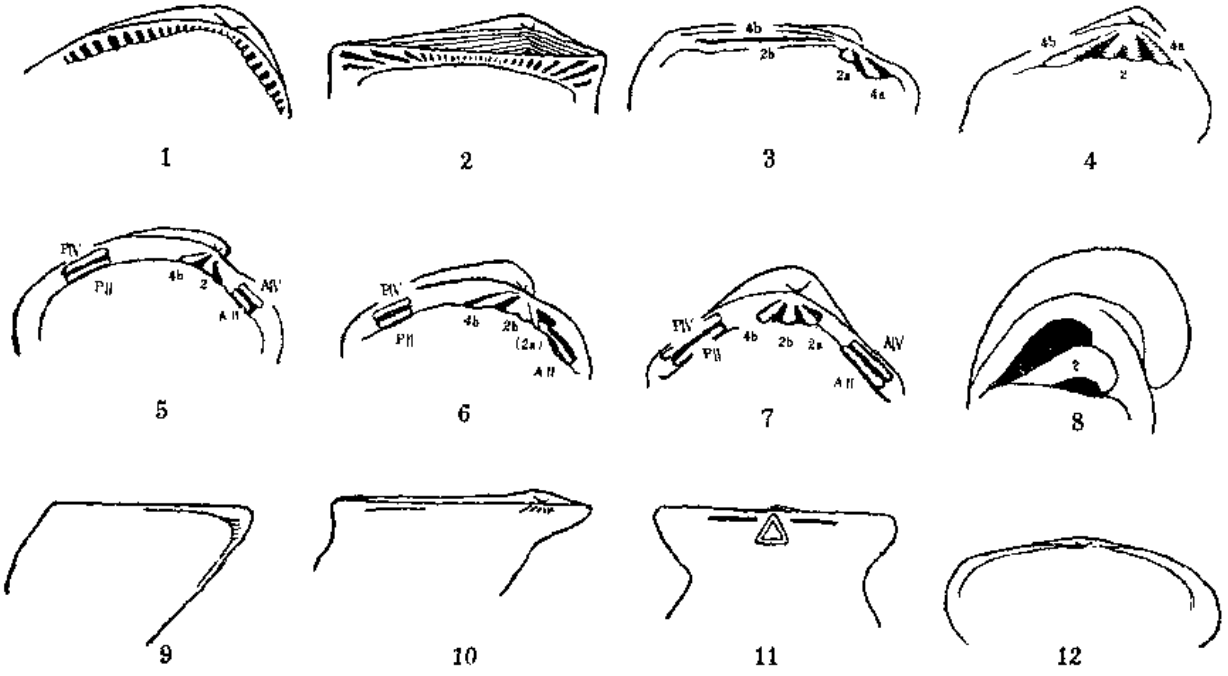


图 14—34　双壳纲的齿系

1—古栉齿；2—新栉齿；3—假异齿；4—裂齿；5—满月蛤齿；6—北极蛤齿；7—女蚬齿；8—厚齿；9—原始栉齿；10—原始射齿；11—海扇类齿；12—贫齿

古异齿型　由喙向下放射分布的一系列齿窝构成射齿型。射齿型在演化中齿数减少、强度增大，形成每瓣仅具二、三个主齿，其中左瓣居中的主齿下部分裂，这种齿系叫做裂齿型。还有一些（如珠蚌超科中）每瓣一至三个主齿沿铰缘向前后延长呈片状，形态上很像下述异齿型中的侧齿，但起自喙下，叫假侧齿（片状齿），相应地，不延长呈片状的主齿叫假主齿（在有的书中则把后部片状齿叫假主齿），这种齿系叫假异齿型。上述三种齿型是介于栉齿型与异齿型之间类型，统称古异齿型。

异齿型　齿分异为主齿、侧齿，每瓣主齿一至三个，侧齿至多二个。是中生代至今占优势的一类齿型。

描述异齿及古异齿时可用齿系公式表示，例如：女蚬（Cyrena）的异齿型齿系公式是：

$$\begin{array}{ll} \text{前} & \text{后} \\ \text{右} & \text{AI}-\text{A}\,\text{III}\quad 3\text{a}-1-3\text{b}-\quad \text{PI}-\text{P}\,\text{III} \\ \text{左} & -\text{A}\,\text{II}-\quad -2\text{a}-2\text{b}-4\text{b}\quad -\text{P}\,\text{II}- \end{array}$$

式中右壳在上，左壳在下，其间以一长线分开代表铰缘；前端在左，后端在右；主齿用阿拉伯数字 1、2……表示，右壳用单数，左壳用双数，a 及 b 分别代表喙前及喙后，无 a，b 者为中央主齿；侧齿用罗马数字 I、II……表示，A 及 P 分别代表前后；其数序由中央

两侧及自下向上增加；短横线代表齿槽。

异齿型又分为两个基本类型：1.满月蛤型和女蜕型（见前）满月蛤齿式：

$$\frac{AI-AIII-\quad 3a-3b-\quad PI-PIII-}{-AII-AIV\quad -2-4b\quad -PII-PIV}$$

2.上二型之间的一个过渡类型—北极蛤型，齿式为：

$$\frac{AI-AIII\quad 3a\quad (1)-3b-(5b)\quad PI-(PIII)}{-AII-\quad -(2a)\quad 2b-4b\quad -PII\quad (PIV)}$$

（括弧内为未独立成型的齿）。

在长期适应演化过程中，很多属于异齿和古异齿的种类主齿和侧齿退化、缺失，甚至全部无齿。

厚齿型　由异齿类向固着底栖方向演变而成的一种特殊齿型。齿粗厚巨大，一瓣两个、另一瓣一个。

弱齿型　这一类的齿始终处于萌芽或不发育阶段，包括原始栉齿式、原始射齿式、或沿铰缘对称地微突（见于海扇类，叫铰突），也有无牙类型。少数种类在弹体窝两侧发育了相等对称的齿。弱齿型与幼年或终身以足丝固着有因果关系。

贫齿型　由于钻孔穴居，牙全部消失，或仅有一弱齿，一般具内韧托和外套湾。有时包括一些古生代非穴居的无齿种类。

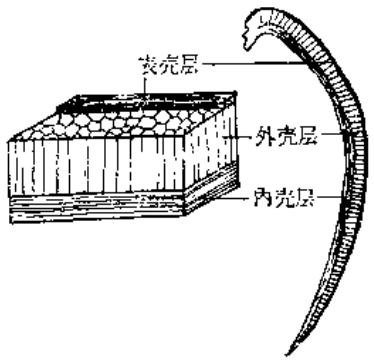


图 14—35　壳的结构

右—壳的纵切面；左—小块壳主体放大图解

5．壳的成分及构造　壳自外而内可分三层（图 14—35）。

表壳层（角质层），甚薄，化石中极少保存。

外壳层（柱状层），由极细而垂直壳面的方解石结晶小柱组成，柱间以角质相隔。

内壳层（薄片层），由极薄而与壳面近于平行的薄片组成，如由霰石及甲壳素（硬质蛋白质）薄片相间者有珍珠光泽，叫真珠层；纯为霰石者无光泽，叫瓷层。

6．壳的定向与度量（图 14—36）　壳分为前、后、背、腹、左、右。定向时先根据下列各点确定前后：

1）一般喙指向前方（少数相反，如三角蛤类）。

2）放射及同心纹饰一般由喙向后方扩散。

3）壳的前后不对称者，一般后部较前部为长（少数相反，如栗蛤类）。

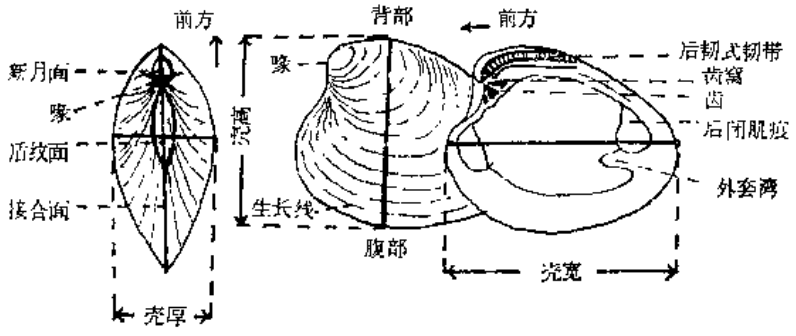


图 14—36　壳的定向及度量

4）新月面在前，盾纹面在后。

5）足丝凹缺（凹口）在前，后耳常大于前耳。

6）外套湾位于后部。

7）两肌痕不等大时，大者在后，只有一肌痕时，一般位于中央偏后部。

先定前后，再定背腹及左右，即将两瓣的铰合部向上，开闭部向下，并将壳的前方指向观察者的前方。如此拿定，则上为背面，下为腹面；左侧的瓣壳为左壳，右侧为右壳。

壳的度量　前后两端最大水平距离为壳长（壳宽）；由壳顶至腹缘垂直壳长的最大高度为壳高；垂直于两壳接合面的最大距离为壳厚；单壳内表面与外表面之间的厚度为壳层厚度，壳厚各点不一。

7．双壳纲与腕足动物门的区别一此两类均具双瓣，一般区别如下（不适用于特殊的种类）。

双　壳　纲	腕　足　动　物　门
1）壳瓣两侧不对称。	1）壳瓣两侧对称。
2）两瓣大小一般相等。	2）两瓣大小不等。
3）瓣分左、右。	3）瓣分背、腹。
4）对称面位于两壳接合面上。	4）对称面垂直于两壳接合面。
5）有足丝凹缺（凹口），无肉茎孔。	5）无足丝凹缺（凹口），有茎孔。
6）同一瓣壳上有齿及窝。	6）齿在腹壳，齿窝在背壳。
7）有韧带及外套膜附着构造，无腕的支持构造。	7）有腕的支持构造，无韧带及外套膜附着构造。

（三）双壳纲的分类

至今为止，双壳纲还没有一个通用的分类，近代的分类主要有三家。

1．很多动物学家采用以鳃及其它软体解剖构造为基础的分类，例如分为原鳃目、丝鳃目、假瓣鳃目、真瓣鳃目及隔鳃目。这一分类的主要缺点是，同一类型的鳃并不属于同一种族系统，而是不同系统演化到同一水平的结果，因此按鳃分类就不是自然分类，它把不同种族系统拉在一起，而把同一系统分割开了。另外，化石上没有反映鳃的构造，因此这种分类不适用于古生物学。

2．生态分类　根据适应演化关系，将双壳类分为适应三种生活方式的三个原始演化系列：

1）正常底栖　包括移动底栖和部分或全部埋入泥沙中的类型（这是大多数）。

2）以足丝或壳质固着的。

3）钻孔穴居的。

每一原始系列又在长期演化中发生次生的适应变化，因而又分成几类，这是一个基本符合自然的分类，可惜不够实用，因为我们无法判断许多化石门类的生态及其变化。但是由于这些适应的演化又具体反映在外壳构造中（齿系，肌痕，外套湾等）中，故其划分与下面第三种分类差不多。

3）以齿系为主要根据，并综合其它特征（肌痕、壳质等）的分类，这是目前古生物学中较通用的，也是本书所采用的一种分类。以齿系为分类基础的理由是：i）齿系在双壳纲的系统演化中是最主要的演化特征之一，它能在很大强度上反映自然的分类。ii）齿系的有无及类型是各种双壳类都要涉及的特征，这符合于分类根据具统一性的原则。

iii）一个次要原因是：齿系是硬体构造，化石中能保存。

双壳纲的分类列表如下：

双 壳 纲 分 类 表

目名	基本生态	齿系演变	外形特点	肌痕	外套湾	内壳层有无真珠层	时代
古栉齿目	正常底栖	齿栉列，小而多	等瓣 无基面	同柱	无或甚浅	有	ϵ_2—Rec.
新栉齿目		两侧的齿斜列	等瓣 有基面			无	O—Rec.
古异齿目		由射齿型开始，齿逐渐变少而加强	不等瓣			有	ϵ_3—Rec.
异齿目	少数凿孔穴居或假卧	分化为主侧齿	不等瓣		有	无	O—Rec.
厚齿目	壳瓣固着	进一步减少，特殊加强	强烈不等瓣	特化	特化	无	S_2—Rec.
弱齿目	足丝附着或壳瓣固着；漂游生活	齿不发育	多不等瓣，有的具耳	异柱，单柱	无	多数有	ϵ_3?O—Rec.
贫齿目	凿孔，穴居	齿退化，消失	多数等瓣，有的具张口	同柱，一般较弱	深	多数无	S_3?D—Rec.

（四）各目的化石代表

1．古栉齿目（Palaeotaxodonta）

Nuculana Link, 1807（*Leda* Schumacher, 1817）（似栗蛤） 前缘圆，后部延伸呈船嘴状。喙略向后转。沿前、后铰缘两列栉齿，被缘下弹体窝所隔。壳面具生长线（图14—37）。三叠纪到现代。

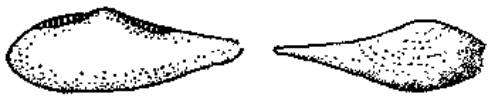


图 14—37 *Nuculana perlonga* Mansuy, ×2
云南祥云，T_3^2

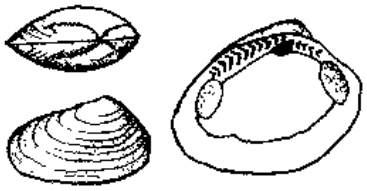


图 14—38 *Palaeonucula strigilata* (Goldfuss) ×1，阿尔卑斯，圣卡息安，T_3

Palaeonucula Quenstedt, 1930 （古栗蛤） 壳小，后缘不延伸，前部长，后部短，喙后转。亦具两列栉齿及喙下弹体窝。内腹边缘光滑，无外套湾，壳面具生长线（图 14—38）。三叠纪到现代。

2．新栉齿目（Neotaxodonta）

Anadara Gray, 1847 （粗饰蚶） 斜四边形，具宽的基面，上有人形槽。铰缘直，短于壳长。沿铰缘一排栉齿，两侧者微曲，内腹边缘锯齿状，无外套湾。壳面具粗射脊，其上常有瘤或沟（图 14—39）。白垩纪到现代。

3．古异齿目（Palaeoheterodonta）

Modiomorpha Hall et Whitfield, 1869 （瓢形蛤） 瓢形，喙位前方，后部扩展，有后壳顶脊，壳面中部及腹缘中部微内凹。异柱，仅左壳一楔形齿，〔与之相近的属拟瓢蛤（*Modiolopsis*），奥陶纪至志留纪，无齿〕，表面具同心线（图 14—40）。中志留世至晚二叠世。

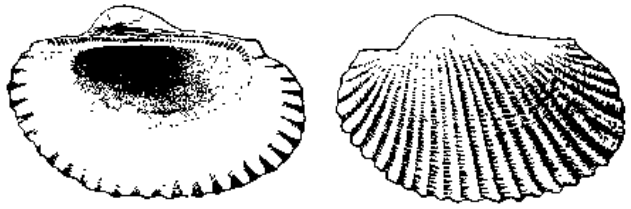


图 14—39 *Anadara tricenicosta* (Nyst.)
×1，台湾高雄，N_2

图 14—40 *Modiomorpha crypto*
×1 云南曲靖，S_{2-3}

Myophoria Bronn, 1834 （褶翅蛤） 三角形，具后壳顶脊。裂齿型。喙前转，光滑或具较简单的同心饰、放射饰，有附肌围脊，三叠纪。相似属 *Schizodus*（裂齿蛤），石炭纪至二叠纪，喙前转或后转，光滑，无附肌围脊；*Trigonia*（三角蛤），晚三迭世至白垩纪，喙后转，壳饰强且复杂，有附肌围脊。褶翅蛤属根据壳饰分为许多亚属，常见的亚属有 *Leviconcha* Waagen（光褶蛤）光滑，后壳顶脊无或弱；*Neoschizodus* Giebel（新裂齿蛤）光滑，后壳顶脊明显；*Elegantinia* Waagen（同心褶蛤）具同心脊或强同心线，后壳顶脊前有凹沟；*Costatoria* Waagen（脊褶蛤）具 4 根以上射脊（或线、褶），见图 14—41，42。

图14—41 *Myophoria* (*Elegantinia*) *elegans* (Dunker)
×2，右图为后壳顶脊放大，示同心线在脊后因插入而加倍，贵州青岩，T_2

图 14—42 *Myophoria* (*Costatoria*) *goldfussi mansuyi* (Hsü)，×2，贵州关岭（左），云南开远（右），T_{2-3}

a　　b

图 14—43
a—*Pseudocardinia hupehensis* (Grabau)，×1，湖北秭归，J_2；b—*Pseudocardinia* 铰齿构造，放大

Pseudocardinia Martinson, 1959 （假铰蚌） 四边形至三角形，前短，后部向后腹方伸展。有小月面及后壳顶脊。具生长线或其它同心饰。壳较厚。铰齿尚有争论，我国所发现者，右壳喙下一假主齿，前片状齿两个，后片状齿二至三个。齿上有小沟棱，与原型略有差异（图 14—43）。侏罗纪，以中侏罗世最盛，非海相。

Ferganoconcha Chernyshev, 1937 （费尔干蚌） 壳不大，薄。无后壳顶脊，喙不突出或微突出铰缘。每壳前后各一弱片状齿（图 14—44）。三叠纪(？)侏罗纪，非海相。

图 14—44

a—*Ferganoconcha sibirica* Chernyshev（×1.5）上新统，辽宁喀左；b—*Ferganoconcha jorekensis* chernyshev内模、铰齿印痕（×2）

Unio Retzius, 1788 （珠蚌） 壳卵圆至卵形，较大而厚，内壳层珠母质，有后壳顶脊；表面除生长线外，常见同心状或W形的壳顶饰。典型的假主齿型，齿式

$$\frac{(5a)-3a-(1)-3b-}{4a-2a-2b-4b},$$

2a、3a、4a 较短，其上有纵向小沟脊；2b、3b、4b 片状。同柱，前肌痕后有附肌围脊（图 14—45）。晚三叠世至现代，非海相。

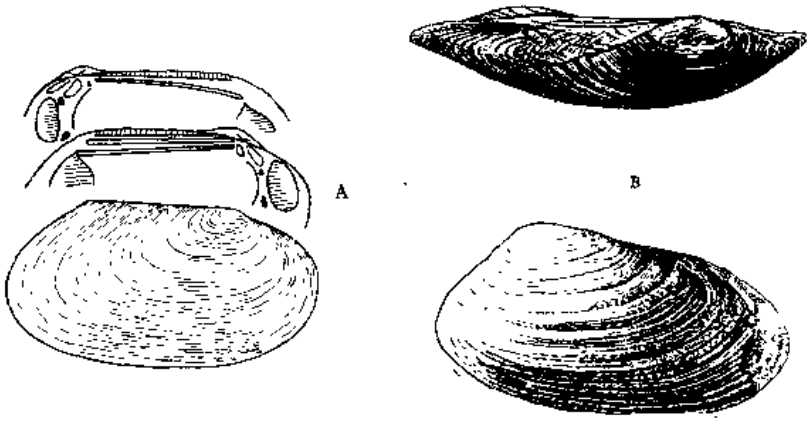


图 14—45 A. *Unio*右瓣内部（上）左瓣内部（中）及右瓣侧视（下）

B. *Unio tschiliensis* Sturany,

×1，河北张家口，Q_1

Lamprotula Simpson, 1900（丽蚌）壳较大且厚重，圆三角形至近菱形。喙近前端，壳面除粗生长线（层、褶）外，常具V形，W形顶饰，并向后变为瘤状，此外后壳面可有斜射脊。齿式同 *Unio*，2a、3a 粗强，上有小纵沟脊，2b、3b、4b 片状（图 14—46）。中侏罗世至现代，非海相。

Trigonioides Kobayashi et Suzuki, 1936 （类三角蚌） 壳大，中型，卵形，喙居中或靠前，壳面中部较大面积为V形射饰，并分别与前、后侧方的斜射脊交成“人”字形饰（图 14—47）。白垩纪，非海相。

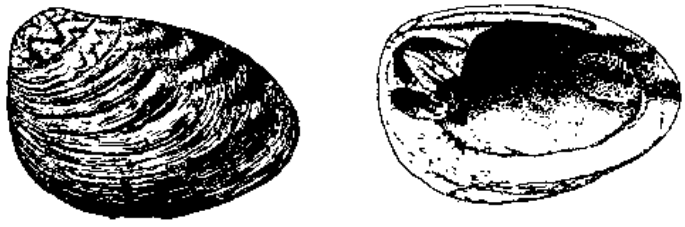


图 14—46 *Lamprotula undulata* Odhner

×0.4，山西垣曲，Q_1

4．异齿目（Heterodonta）

Corbicula Merge, 1811 （蓝蚬“壳圆卵形，壳顶突出，壳面具生长线。典型的女蚬齿式，后韧式，等柱，侧齿有细沟纹可与*Cyrena*（女蚬）区别（图14—48）。白垩纪至现代，非海相。

图 14—47 *Trigonioides kodairai* Kob. et Suz
×1，浙江永康，K_1

图 14—48 *Corbicula largillierti* Philippi
×1，陕西大荔，Q_1

Sphaerium Scopli, 1777 （球蚬） 壳圆卵形，小而薄，壳面光滑或仅具同心线。右壳一主齿，常分叉，左壳两主齿（图14—49）。中三叠世至现代，非海相。

5．弱齿目（Dysodonta）

Bakevellia King, 1848 （贝莢蛤） 壳翼蛤形（斜扇形）有时可急斜至近剑形。前耳小，后耳翼状。两韧式外韧带上有2—8个弹体窝。异柱，原始射齿型，后面有一、二个水平片状齿（图14—50）。二叠纪至白垩纪。

Ptychopteria Hall, 1883 （褶翼蛤） 壳翼蛤形（斜扇形），前耳小，后耳大，翼状。左壳略大于右壳。后韧式外韧带，纤维质铺在狭的韧带区上，薄片质插入其上的平行槽中。异柱。无齿或原始射齿型。表面具放射饰（图14—51）。志留纪至二叠纪。

Aviculopeten McCoy, 1851 （燕海扇） 扇形、左壳略凸于右壳，右足丝凹口明显，

图14—49 *Sphaerium shantungense* (Grabau)
×3，山东胶县，K_2

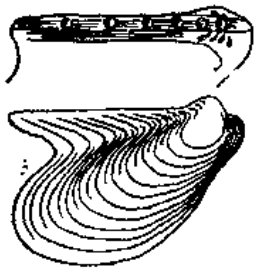


图14—50 *Bakevellia costata* (Schlotheim)
×1，青海天峻，T_2（上为内部构造，德国，T_2（改画））

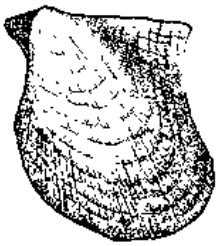


图 14—51 *Ptychopteria mientiensis* (Grabau)，×1，云南曲靖，S_2—S_3

图 14—52 *Aviculopecten panxianensis* Xu，×1，贵州盘县，P_2

前后耳凹等深。每瓣具一狭韧带区及壳内中央弹体窝。单柱。壳面具放射脊（图 14—52）。石炭至二叠纪。

Euchondria Meek, 1911 （梳海扇） 与燕海扇相似。所不同者，1. 壳明显前斜，后腹方延伸；2.沿铰缘有一列垂直铰缘的小沟脊（图 14—53）。石炭至二叠纪。

Eumorphotis Bittner, 1900 （正海扇） 与燕海扇相似。所不同者，前耳小后耳大，前耳凹深，沟状，后耳与壳逐渐过渡（图 14—54）。早三叠世。

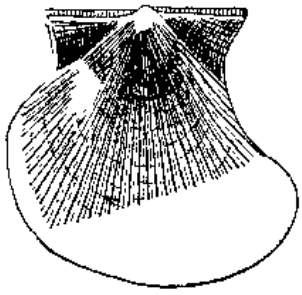


图 14—53 *Euchondria sinensis* (Frech)，×3.8，湖南，P_3

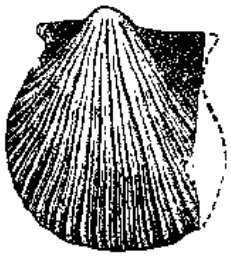


图 14—54 *Eumorphotis multiformis regulaecosta* Kipar.，贵州盘县，×1，T_1

Claraia Bittner, 1900 （克氏蛤） 壳圆，左凸右平。喙位前方，铰缘直而短于壳长。前耳小或无，右足丝凹口明显，后耳较大，但不呈翼状，与壳体逐渐过渡。具同心或(及)放射饰（图 14—55）。早三叠世。

Entolium Meek, 1865 （光海扇） 壳扇形，不斜，近等壳，前后对称。两耳均不呈翼状，沟状耳凹，无足丝凹缺（及凹口），左壳耳高出铰缘。壳面光滑。壳内具弹体窝及海扇式牙（图 14—56）。中生代。

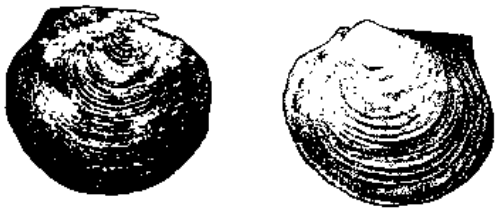


图 14—55 *Claraia aurita* (Hauer)．×1，右壳及左壳云南镇雄，T_1

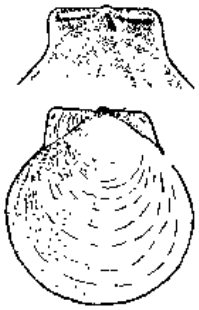


图 14—56 *Entolium discites* Schlotheim ×1，青海天峻，T，上：壳内视，示中央弹体窝及其两侧海扇式牙；下：壳内视；

Daonella Mojsisovics, 1874 （鱼鳞蛤） 壳薄，半圆形，等壳。喙近中央或略靠前，铰缘直长。无齿，无耳，无足丝凹口。具放射饰，常粗细相间或分叉（图 14—57）。相似属 *Halobia* Bronn（海燕蛤）的不同点是：1.有前耳；2.后背缘附近三角区光滑或近光滑；3.射脊常分叉，常有膝折或扭曲。以上两属时代分布均为中、晚三叠世。

Ostrea Linnaeus, 1758 （牡蛎） 壳厚，因固着生活，显著不等壳且不规则形，左壳（下壳）强凸，常具粗射脊（褶）。有宽大的三角形韧带区及中央弹体窝。右壳（上壳）小

而扁平，仅具生长线，韧带区狭。单柱，位于中部偏后，无齿，无外套湾（图 14—58）。三叠纪至现代。

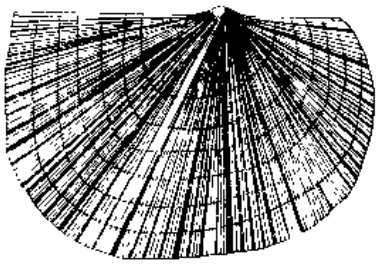


图 14—57 *Daonella lommeli* (Wissmann)
×1，T_2

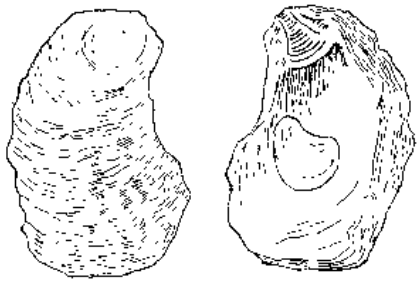


图 14—58 *Ostrea* 左壳外视及内视，示后闭肌痕，弹体窝。无牙

6．厚齿目（Pachydonta）简介

此目除少数原始类型外，均在热带浅海营固着生活，从而引起了特化适应：1）壳厚重；2）极不等壳，有的两壳螺卷，多数以一壳尖端固着，呈圆锥状；另壳呈盖状，外形如珊瑚；3）铰板宽厚，铰齿粗强；4）常有突出的附肌骨，特殊的水管区和复杂的壳内褶皱。例如国外晚白垩世的*Hippuritella*（马尾蛤，图 14—59），我国西藏晚白垩世的*Bournonia*

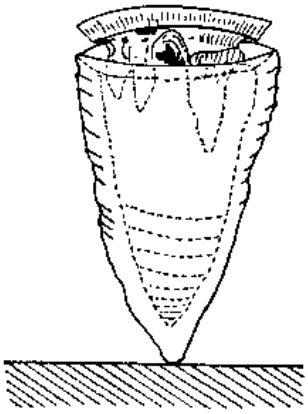


图 14—59 *Hippuritella*
为切面透视，上瓣自右起为前齿、后齿、后附肌骨；下瓣示厚壁，凹的间隔板和住室。本属外形参看第四章图 4—5

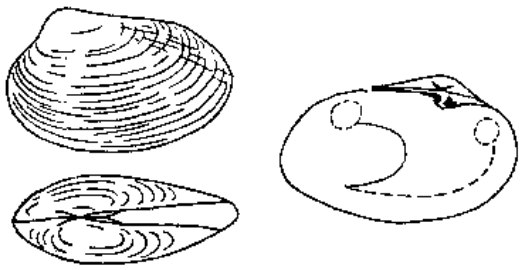


图 14—60 左—*Pleuromya musculoides* Schlotheim，×1，德国，T_2；右—*Pleuromya* 内部构造示意图

Fisocher（波褶蛤）。

7．贫齿目（Desmodonta）

Pleuromya Agassiz, 1843（肋海螂）壳横卵形，薄壳，等壳，后部张口，喙靠前，后转。无齿。外套湾深，每瓣喙下有勺状突起，可能是内韧托（图 14—60）。三叠纪至白垩纪。

Burmesia Healey, 1908（缅甸蛤）壳横卵形，薄壳、等壳，无张口。喙近居中。无齿，有内韧托。壳面中部有射线，前后部具同心线，有的前部尚有射脊（图14—61）。

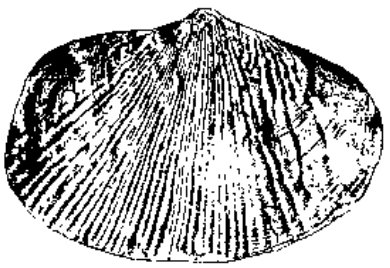


图 14—61 *Burmesia lirata hsuei* Chen，×1
云南箇旧，T_3

晚三叠世，少数至早侏罗世。

（五）双壳纲的生态及其与演化分类的关系

双壳纲是水生无脊椎动物中生活领域最广的门类之一，由赤道至两极，由潮间带至5800米深海，由咸化海至淡水湖沼都有分布。而主要是营海生底栖生活。

双壳纲的生活方式十分复杂多样，如图14—62所示。从演化来说，有三种基本的或原始的生活方式一正常底栖、足丝附着、穴居。三类长期地适应演化，在形态、齿系、肌肉、足丝、水管各方面形成特点，反映为不同的内外构造便形成不同的类别（如目）。原来的类别在后来的演化中又向各方面占领新的生活环境，产生新的适应（辐射适应）原有特点有些经遗传而保留，有些退化，同时增添新的特点，这又形成新的类别（如目、科等）。第一类正常底栖的大致包括古栉齿目、新栉齿目（这是向足丝附着过渡的一类）、古异齿目、异齿目。少数在海底爬行（见图14—62，10、13），多数浅埋入泥沙中（1、11、12、14、16）。这一类壳垂直生活，两瓣对称；前、后差异不大，因此闭肌常为同柱；经常使用足，没有足丝及其相关构造—足丝凹缺、耳等（部分新栉牙目除外），由于埋入不深，适应于抵御风浪、急流、敌害等，因而铰合及开闭机构（闭肌、韧带、齿系）发达；齿的

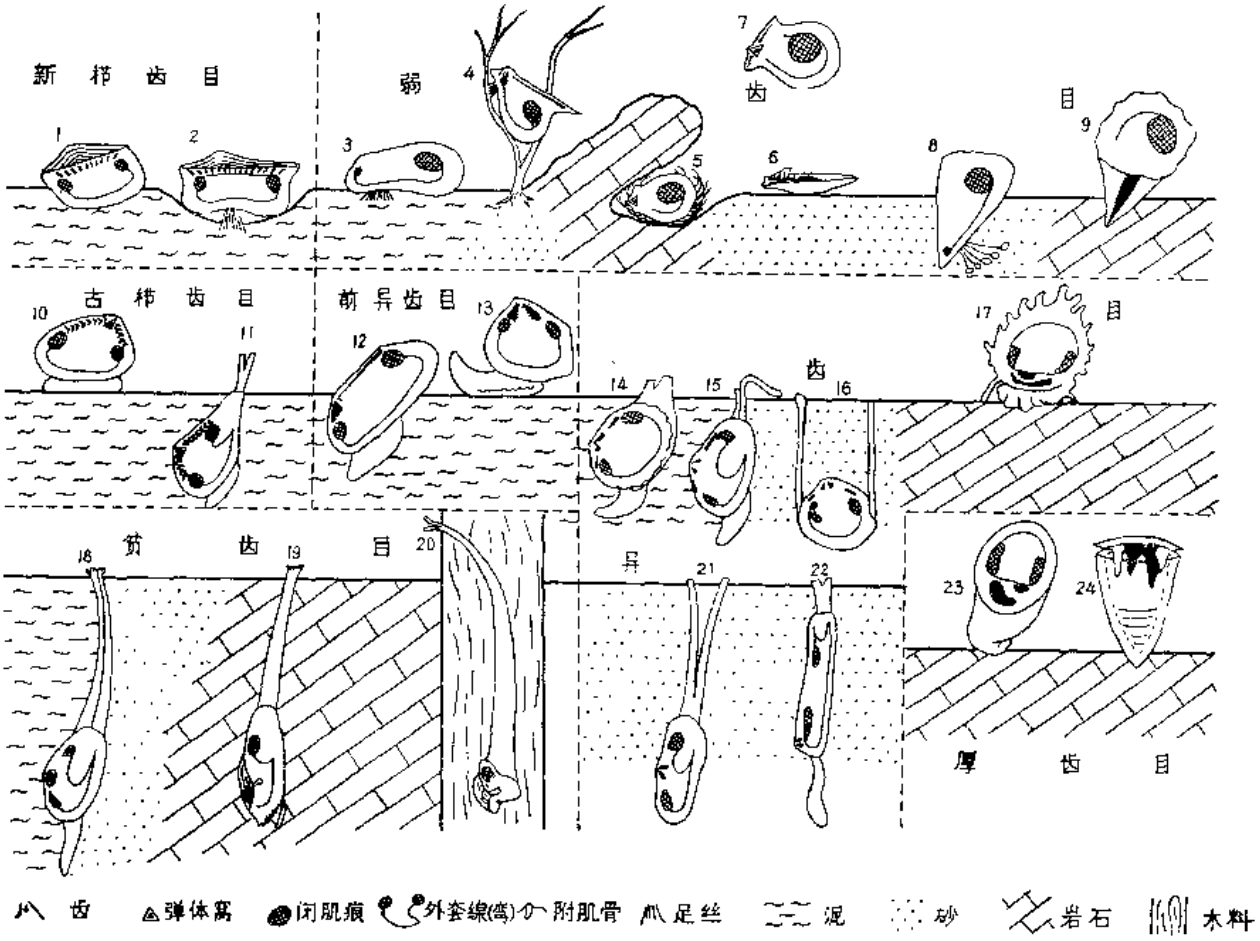


图 14—62 双壳纲生态及其与基本构造分类的关系

1—*Anadara*；2—*Arca*；3—*Modiolopsis*；4—*Pteria*；5—*Lima*；6—*Pecten*；7—*Chlamys*；8—*Pinna*；9—*Ostrea*；10—*Nucula*；11—*Nuculana*；12—*Unio*；13—*Neotrigonia*；14—*Cardium*；15—*Tellina*；16—*Lucina*；17—*Chama*；18—*Mya*；19—*Pholas*；20—*Teredo*；21—*Tagelus*；22—*Ensis*；23—*Diceras*；24—*Hippurites*

演化方向是：强度加强，主、侧分化，同时齿数减少，结果由栉齿及射齿→前异齿→异齿；外套湾不存在（爬行和半身埋人的）或较浅（全身埋人，具明显水管的）。这一类有辐射适应，例如异齿目某些分支改营穴居（21、22）和壳瓣固着生活（17）；从而分别产生了与下述第三类、第二类相似趋同变异（如21、22的体形延长，外套湾深、齿退化，与第三类趋同）。其中，固着生活的一支进一步演变，适应于在热带礁区以壳的一瓣固着生活（23、24）。随之产生一系列高度特化的性状一厚齿、厚壳、极不等壳，特化的肌痕和水管区，这一支形成厚牙目。第二类原始是以足丝暂时或永久附着于水中物体上（3、4），足丝向前腹方伸出，使足和壳的前部退化，壳形显著不等侧（瓢形、翼蛤形等），闭肌亦随之由同柱→异柱→单柱；相关地，与足丝有关的构造（耳、足丝凹缺等）则发育；由于在底地表生活，故无外套湾。这一类后来向着偃卧（6），隙居筑巢（5），漂游（7），壳瓣固着（8、9）等方向辐射适应，偃卧与漂游的获得次生的侧壳形，但仍遗传保留了足丝附着时期的特点（耳、单柱等）；壳瓣固着的（9）产生与（17、23、24）相似的趋同变异，如强烈不等壳。这一类在表生生活中经常开闭双壳，没有形成坚固铰合以致不灵活的铰齿，其开闭铰合的作用部分被发达的韧带所代替，故这一类属于弱牙目。第三类是在泥沙中挖掘深的洞穴，长期或永久地穴居（18），这一类身体伸长，喙不突出，外套湾深，有些由于水管和（或）足不再缩回而形成前、后张口；作为开闭机构的齿系和闭肌退化，齿常消失，属于贫牙目。这一类的辐射适应主要有钻孔（坚硬岩石）--（19）凿木（20）和偃卧等。各自形成一些新特点，例如钻孔类有具锉刀状的前部和能使锉状前部往复锉动的肌肉—韧带系统等。

综上可见，双壳纲的生态、演化、分类三者具有密切的内在联系，这种联系概略地表现于双壳纲分类表中，每一目的各种构造特点（壳形、齿系、肌痕、外套湾等）都是相关地配合而不是孤立形成的。每一套相关的构造又都是在一定生态中长期演化的结果，其中有些是本身的适应变异，有的是祖先类型适应变异的遗传（亦往往重现于个体发生中），实际情况要比上述更错综复杂得多，不可能简单对待，以一概全。

（一）双壳纲的地史分布

已知的最早代表出现于早寒武世。本纲在地史上分化较快而相对繁盛的时期有四：1．奥陶、志留纪早期，以古栉齿目，早期的弱齿目，古壳类（贫牙目早期代表）为主。2．泥盆纪，淡水类型出现，海生类型中弱齿目繁盛，新栉齿目、裂齿目、异齿目大量出现。石炭二叠纪是上述情况的继续发展。 3．中生代—取代期，海生双壳类取代腕足类的地位，淡水蚌，蚬繁盛，双壳纲在海水，淡水两领域均上升为主要门类。 4．始新世至现代—全盛期，本纲达到种属和数量上的高峰，其中异齿目又超了弱齿目。

在本纲发展过程中有两个现象值得注意，其一是双壳纲与腕足类地史过程中互为消长。这两类都是主要营固着（或不甚活动）底栖，依靠水流摄食，并都以陆棚浅海为最好栖息处，其关系是相互竞争的。从内因来看双壳类比腕足类优越（有较高级的器官，对盐度变化的适应能力强，有自由游泳独立摄食的幼虫），因此竞争结果必然是双壳类胜利的。现代情况就是如此，腕足类正趋向绝灭，它过去所占据的环境几均已被双壳类取代，而后者正进入全盛。但在地史早期则不然。由于腕足类出现得早（震旦纪?），当双壳类低级代表出现时，腕足类已经相当发展了，其生理机能充分适应于环境，因而占据了浅海等有利生活领域，而双壳类则被排挤在较深水和内海等环境。只是经过相当长的地史时期，双壳

类逐渐高级化（器官的完善，壳的加固，铰合构造的发展等），它才逐渐击败竞争对手。外因（加里东和海西运动引起的巨大自然条件变化）也起了促进作用。在泥盆纪时，双壳类取得第一个胜利（占领广泛的浅海并进入淡水），而矛盾的转化发生于古、中生代之交。从三叠纪起，双壳类取得了优势。

第二个现象是双壳纲占领淡水领域，如上所述，这是适者生存的结果。双壳纲在不利环境中逐渐产生广盐度的适应，石炭、二叠纪时已形成一支相当大的淡水种族。到中、新生代更成为淡水领域主要门类之一，其一部分可能是古生代淡水种类的直 裔（如 费 尔 干蚌），而大部分则起源于海生种类（如蚬类、类三角蚌等）。它们首先从海水进入并适应于淡化海水体—泻湖，三角洲等，然后经由河流到达湖泊沼泽。在河湖里没有可与腕足类比拟的竞争者，很快地占领了底栖滤食的生态环境。但双壳类毕竟不能象腹足类那 样 登 上 陆地，这又是受其内因（首先是靠水流摄食和呼吸）制约的。

七、头足纲(Cephalopoda)

（一）一般特征及分类

头足纲是软体动物门中最高级发育最完善的一纲，包括鹦鹉螺、杆石、菊石和现代章鱼、乌贼等，全为海生的肉食性动物，善于在水底爬行或水中游泳。头在前方而显著，头部中央有口，两侧具发达的眼。触腕的一部分环列于口的周围，用以捕食，另一部分则在靠近头部的腹侧构成排水漏斗。以往一般认为触腕起源于足，因而名为头足类，但现有人认为触腕实起源于头部而不是足，故此名乃是误名。头足类身体两侧对称，并具比较发达的神经系统、循环系统和感觉器官。鳃四个或两个，前者具外壳，后者的壳体则被外套膜包裹而形成内壳或无壳。

根据壳的位置，头足纲可分为外壳亚纲（Ectocochlia）和内壳亚纲（Endocochlia）。外壳亚纲具四个鳃，又称四鳃亚纲（Tetrabranchiata），内壳亚纲具两个鳃，又称两鳃亚纲（Dibranchiata）（图14—63）。

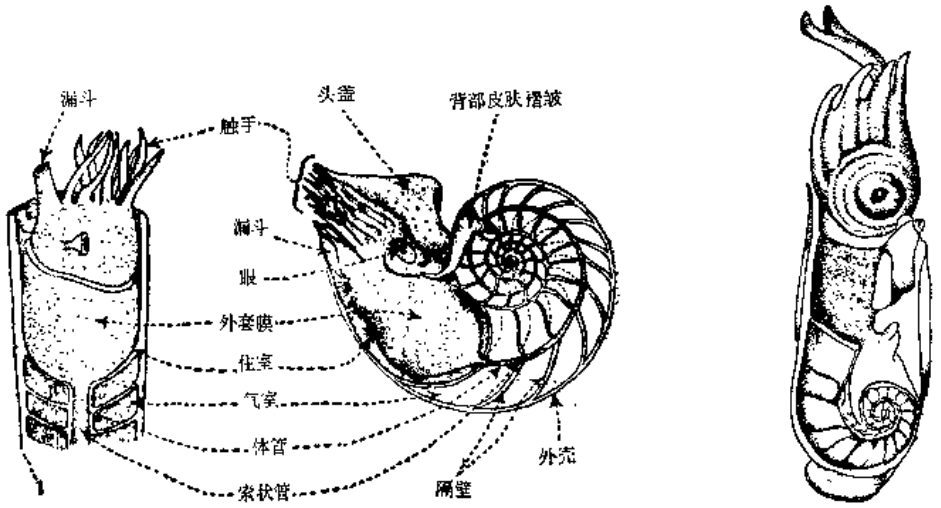


图 14—63 具外壳及内病的头足类

左—古代直角石类再造图；中—现代鹦鹉螺（外壳）；右—旋壳乌贼Spirual（内壳）

头足动物最早出现于早寒武世，地史中有它五个繁盛期，但这类生物绝大部分已经绝灭，现存的仅有650个种，而已知的化石有10000个种。

（二）外壳亚纲（Ectocochlia）

外壳亚纲包括鹦鹉螺超目（Nautiloidea）、柝石超目（Bactritoidea）及菊石超目（Ammonoidea）。

1．鹦鹉螺超目（Nautiloidea）基本构造及化石代表

1）壳形　鹦鹉螺超目化石壳体的大小差别很大，以直形壳为例，小的十几毫米，一般为几十厘米，最长的可达9米多。壳的形状也是多种多样，有直形、弓形、环形和旋卷形，少部分为锥形和短粗形。每一类型的壳用一个属为代表，可以分为下列八种类型（图14—64）：

直形壳　直角石式壳（Orthoceracone）

弓形壳　弓角石式壳（Cyrtoceracone）

环形壳　环角石式壳（Gyroceracone）

外卷壳　触环（塔飞）角石式壳（Tarphyceracone）

内卷壳　鹦鹉螺式壳（Nautilicone）

锥形壳　锥角石式壳（Trochoceracone）

短粗形壳　短角石式壳（Brevicone）

喇叭形壳　喇叭角石式壳（Lituiticone）

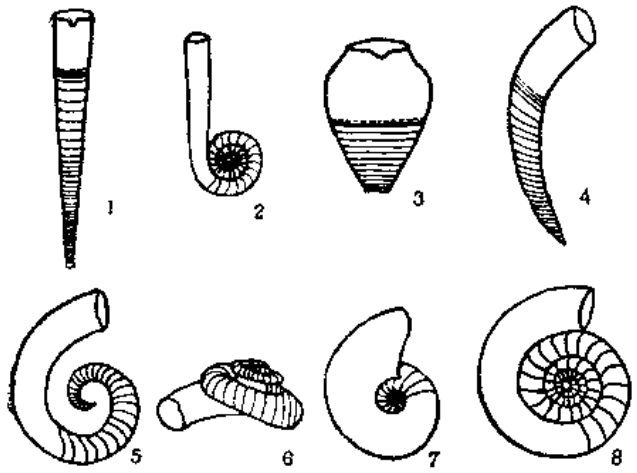


图 14—64　鹦鹉螺壳的类型

1—直角石式壳；2—喇叭角石式壳；3—短角石式壳；4—弓角石式壳；5—环角石式壳；6—锥角石式壳；7—鹦鹉螺式壳；8—触环角石式壳

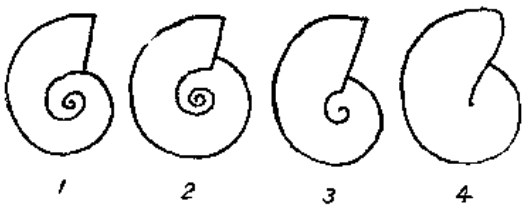


图 14—65　头足类旋卷壳的类型

1—外卷；2—半外卷；3—半内卷；4—内卷

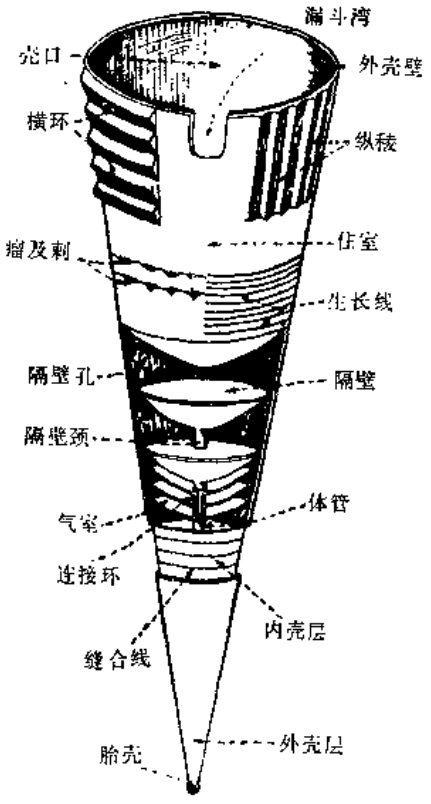


图 14—66　直角石壳的构造

（示意图）

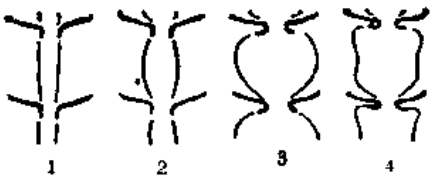
旋卷形壳每旋转一周称为一旋环，最后旋成的旋环为外旋环，外旋环以内的所有旋环统称为内旋环。按旋卷的程度，外旋环与内旋环接触或包围其一小部分称为外卷（露旋），外旋环完全包围内旋环或仅露出极少部分称为内卷（包旋），介于两者之间的则为半外卷或半内卷（图14—65）。壳体两侧中央下凹部分称为脐，脐四周壳面叫脐壁，其棱状部分称为脐缘或脐棱。内外两旋环之交线叫脐线。

大多数鹦鹉螺化石的表面是光滑的或具细微的生长线，但有些类别的表面具有横肋或纵纹。还有一些则具瘤状物或刺（图14—66）。

2）壳的定向　在直壳或弯壳中，壳的尖端为后方，壳的口部为前方；通常生长线向后弯或体管靠近的一侧为腹方，另一方为背方。在旋壳中，壳口为前方，胎壳为后方，旋圈的外侧为腹方，内侧为背方。如腹部位于凹侧者称为内腹式壳，反之则为外腹式壳。

3）壳的内部构造　壳体最初形成的部分为胎壳，在化石中很少保存。随着生物体的增长和前移，外套膜的前缘部分分泌外壳壁，而后缘部分分泌横向隔壁来支持软体。由于生物体继续前移，外壳壁也不断增长，而软体后部便与原来的隔壁分离，至一些距离后，生物体的前移暂时停止，又产生了新的隔壁，这样，它们所发生的许多隔壁便把壳体分为许多房室，最前方具壳口的房室最大，为软体居住之处，叫住室。其他各室充以气体，称气室。除住室和胎壳外，由各气室组成的壳体总称气壳。软体的后端生有一肉质的索状管，自住室穿过各气室而达到胎壳，因此每一隔壁上都具有为索状管所经过的隔壁孔（图14—66）。

头足类壳中有一条贯通胎壳到住室的灰质管道，它包围着软体的肉质索状管（串管），这叫体管。体管由隔壁颈和连接环组成。在隔壁上，沿隔壁孔的周围延伸出的领状小管，称为隔壁颈，其长度不一，向后方或外后方弯曲。在两个隔壁之间，常有环状的小管把两个隔壁颈连接起来，这种环状物称为连接环。连接环由索状管分泌为方解石质，与霰石质的隔壁颈可以区分。在鹦鹉螺超目中，体管的位置，一般居于隔壁的中央，也可位于壳体的腹部及背部。体管的形状一般为细长的圆柱形，但也有些呈串珠形（图14—67）。体管又有前伸管和后伸体管之分，前者隔壁颈由隔壁孔向前方延伸，后者的隔壁颈由隔壁孔向后方延伸。鹦鹉螺超目的体管为后伸体管，隔壁凸向后方。



鹦鹉螺类的体管形状　1.圆管状，2—4.珠管状

图 14—67

根据隔壁颈的弯曲程度和连接环的形状，鹦鹉螺超目体管可以分为下列五个类型（图14—68）。

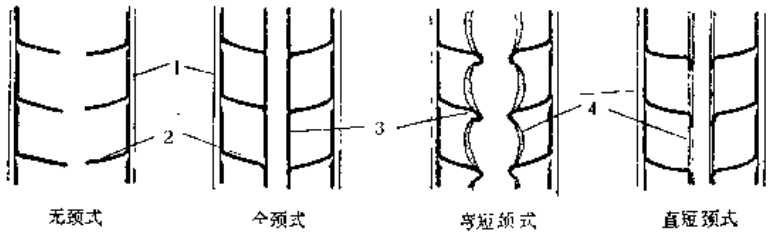


图 14—68　鹦鹉螺类体管类型

1—壳壁；2—隔壁；3—隔壁颈；4—连接环

全颈式—隔壁颈向后延伸，达到或超过后一隔壁，连接环有时存在，如内角石(*Endoceras*)。

直短颈式—隔壁颈短而直，连接环直，如直角石（*Orthoceras*)。

弯短颈式—隔壁颈短而弯，连接环向外凸，如珠角石（*Actinoceras*)。

亚直短颈式—隔壁颈短而直，仅尖端微弯，连接环向外凸。

无颈式—隔壁颈甚短或无，无连接环。

某些类别在体管内具有体管形成后的沉积物，主要有下列几种类型：

（1）体管锥积—内锥：由许多坚实的圆锥体在外体管内叠累而成，锥体的顶端互相连接成一条管道，称内体管，最前方圆锥形的空腔叫内体房（图14—69)。

（2）体管环积—环节珠沉积：隔壁孔内沉积的环状物，沿隔壁颈处向内增生，最后留下中空管道即内体管，有时有自中央管道向外放射的管道称为放射管或内支管（图14—70)。

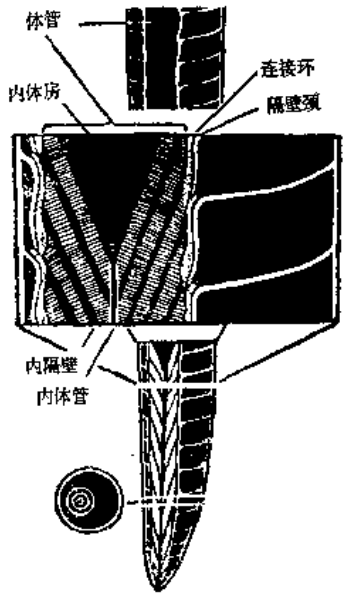


图 14—69 体管堆积

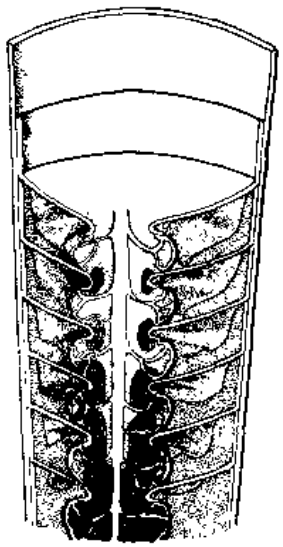


图 14—70 体管环积

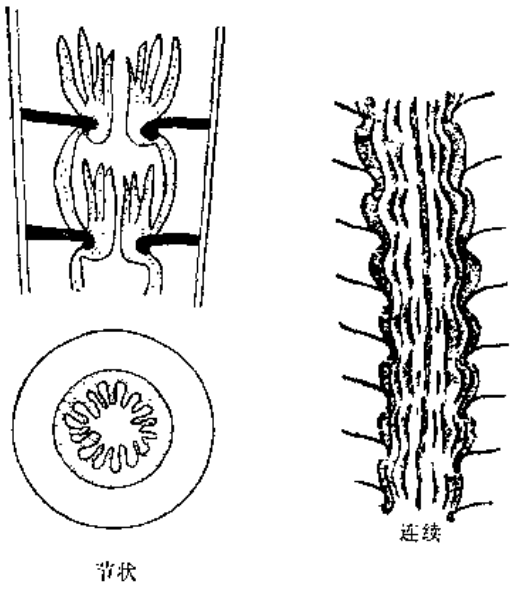


图 14—71 体管辐积

左—节状，右—连续

（3）体管辐积—星节珠沉积：由许多从体管壁向中心延伸的辐射状纵板所组成。这些纵板有的具节状构造，有的节与节之间为连续的（图14—71)。

除体管内的沉积物外，许多古生代鹦鹉螺类的气室内有房膜分泌的沉积物，按其沉积的位置可以分为下列五种（图14—72)

（1）壁前沉积：隔壁前面及靠近隔壁游离部分的沉积物。

（2）壁后沉积：隔壁后面的沉积物。

（3）壁侧沉积：在隔壁近壳壁上及伸到隔壁前面的沉积物。

（4）环颈沉积：在弯颈式隔壁颈外面的环状沉积物。

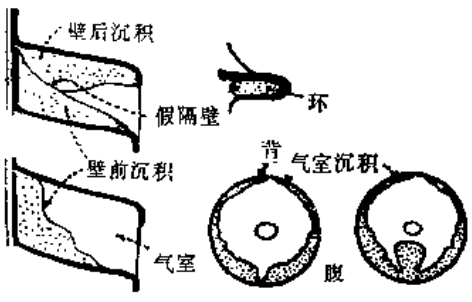


图 14—72 气室沉积

（5）假隔壁：壁前沉积及壁后沉积之间的接触线。

气室的沉积物大部分集中在近腹部，背部则很少，另外后部的沉积比前部的多些厚些。

缝合线是隔壁的边缘与壳壁内面相接触的线。鹦鹉螺超目的缝合线甚为简单，一般为环形，在晚古生代的许多科属中缝合线发生弯曲。向前方凸的称为鞍部，向后方弯曲的称为叶部。

根据体管和隔壁颈等特征，鹦鹉螺超目分11个目，各目特征列表对比如下：

目　　名	主 要 壳 形	体管大小	体 管 类 型	体管内特有的构造	时　代
爱丽斯木角石目 Ellesmeroceratida	小型 直角石式或弓角石式	较小	无颈式，直短颈式为主，少数弯短颈式	有时具横隔	ϵ—O
内角石目 Endoceratida	直角石式，少数弓、环角石式	大	全颈式为主，亦有无颈式	具内锥	ϵ_3—O_3
珠角石目 Actinoceratida	直角石式，少数弓角石式	大串珠形	弯短颈式	环节珠	ϵ_3—C
米契林角石目 Michelinoceratida	直角石式少数微弓角石式	小或较小	直短颈式或弯短颈式	有时有“沿管沉积”	O—T
袋角石目 Ascoceratida	袋角石式，直角石式，少数弓角石式	小	早期直短颈式，成年为弯短颈式，成年时隔壁向背方显著弯曲	无	O—S
巴斯勒角石目 Bassleroceratida	弓角石式，外腹式（腹方外凸）	小，位于腹方	无颈式或直颈式	无	O
箭钩角石目 Oncoceratida	外腹弓角石式，短角石式口部常收缩	小，位于腹部	幼年直短颈式，成年为弯短颈式或亚弯短颈式	有些具垦节珠沉积	O—P
叠盘角石目 Biscosorid	弓角石式 短角石式	较大	弯短颈式	沿管沉积或具内锥	O—D
塔飞角石目 Tarphyceratida	环角石式，触环角石式为主，亦有旋卷的鹦鹉螺式	狭	直短颈式 连接环粗厚多层	无	O—S
巴兰第角石目 Barrandeoceratida	同上，少数为弓角石式，喇叭角石式或锥角石式	狭	直短颈式，连接环薄，单层均匀	无	O—D
鹦鹉螺目 Nautilida	鹦鹉螺式为主少数为弓—环角石式	小，直或微膨胀	缝合线具明显的叶和鞍	无	D—Rec

鹦鹉螺超目在我国较重要的几个目及其化石代表如下列：

爱丽斯木角石目（Ellesmeroceratida）

Plectronoceras Ulrich and Foerste, 1933（短棒角石）弓形壳，体管细小，位于凹

的腹边。气室短，隔壁密，隔壁颈极短，向后弯（图14—73）。晚寒武世。

Protocycloceras Hyatt, 1900（前环角石）壳直或微弯。横切面圆至椭圆形。壳面饰有横环，环间有细的横纹。体管小，不在中央。隔壁颈短而直，连接环厚（图14—74）。早奥陶世。

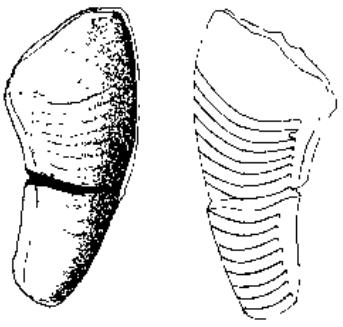


图 14—73 *Plectronoceras laiotungensis Kobayashi*
×6.5, ϵ_3

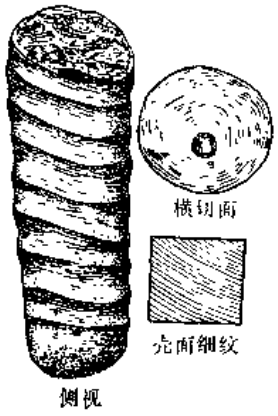


图 14—74 *Protocycloceras deprati* Reed
×2/3, O_1

内角石目（Endoceratida）

Coreanoceras Kobayashi, 1931（朝鲜角石）壳直，细管状。壳常保存体管部分，其上常有隔壁斜线。体管横切面呈扁圆形，具二个体隙（在体管横切面上，内体管两边各有一条裂隙，）内体房具一明显的纵向腹部凸起，称为腹凸（图14—75）。早奥陶世。

Vaginoceras Hyatt, 1833（鞘角石）壳直，隔壁颈向后伸延，长度超过一个气室的距

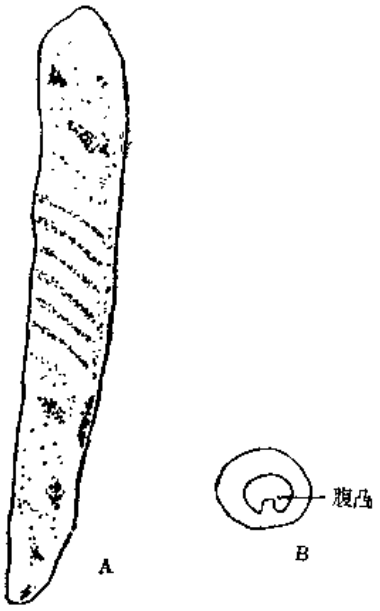


图 14—75 *Coreanoceras*
A—体管部分；B—内体房横切面（具有腹凸），×1, O_1

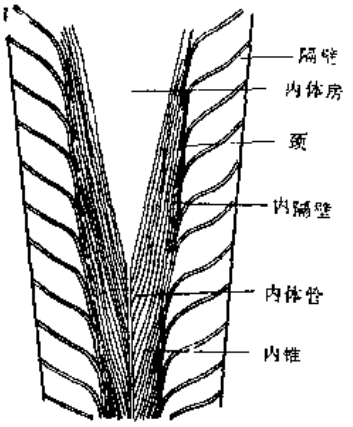


图 14—76 *Vaginoceras proteiforme* Hall
×1, O

离。具体管锥积—内锥，内隔壁较多，连接环较厚，内体管两侧压缩呈楔形。体管大约占壳直径1/3，偏于壳体的腹侧（图13—76）。奥陶纪。

珠角石目（Actinoceratida）

Armenoceras Foerste, 1924（阿门角石）壳直，横切面卵形，隔壁较密。隔壁颈极短而外弯，常与隔壁接触或成很小的锐角。体管大，呈扁串珠形，环节珠发育，有时可看到内体管及放射管（图15—77）。中奥陶世至晚志留世。

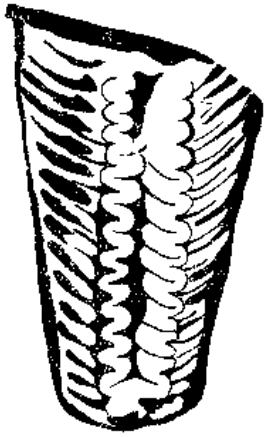


图 14—77 *Armenoceras richthofoni* (Frech)
×1, O_2

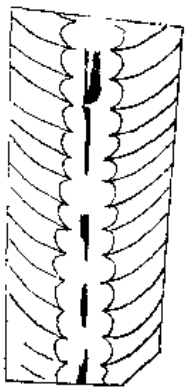


图 14—78 *Actinoceras concavum* Endo
×1, O_2

Actinoceras Bronn, 1838（珠角石）与 *Armenoceras* 相似，但隔壁颈与隔壁之夹角略大，且不与隔壁相接触。珠状体管节膨胀略慢（图14—78）。中奥陶世至早志留世。

Ordosoceras Chang, 1959（鄂尔多斯角石）直角石式壳，横切面圆形或稍显椭圆形。体管较粗大，位近壳中心。隔壁颈短并向外扭转。连接环向外呈球形弯曲。体管内部之放射管倾斜极陡（图14—79）。中奥陶世。

米契林角石目（Michelinoceratida）

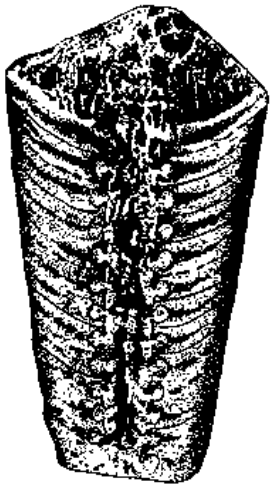


图 14—79 *Ordosoceras sphaeriforme* Chang
×0.75, O_2

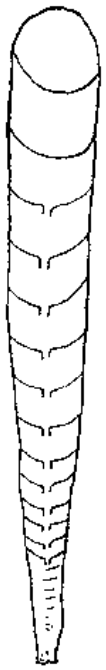


图 14—80 *Michelinoceras densum* (Yü)
×1, O_2

Michelinoceras Foerste, 1932（米契林角石）壳直，锥形或圆柱形。横切面圆形。体管小，近中央。隔壁颈直，短颈式，连接环为管状（图14—80）。奥陶纪至三叠纪。

Sinoceras Shimizu and Obata emend Yü, 1951（震旦角石）与*Michelinoceras* 相似，但隔壁颈较长，约为气室深度之半。同时壳面有显著的波状横纹（图14—81）。中奥陶世。

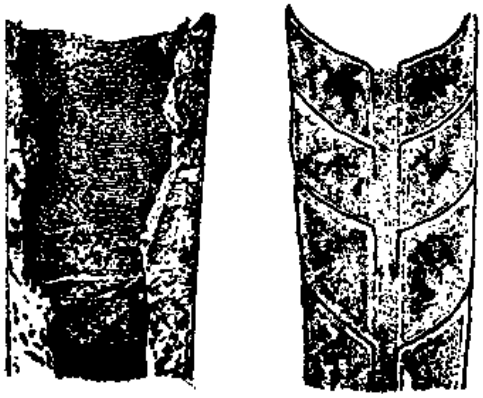


图 14—81 *Sinoceras chinense* (Foord) ×2, O_2

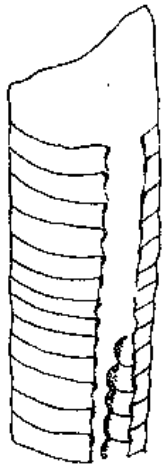


图 14—82 *Sichuanocera* ×1, S_2

Sichuanoceras Chang, 1960（四川角石）壳直，呈圆柱状。横切面为圆形或扁圆形。隔壁颈短，略向后弯曲。连接环略显膨胀，体管节呈方柱状（图14—82）。中志留世。

巴兰弟角石目（Barrandecoceratida）

Discoceras Barrande, 1867（盘角石）外壳为盘状，约有五个相接触的旋环，旋环横切面近方形。体管近背面。隔壁颈直。壳面饰有横肋。缝合线直或略弯，弯曲方向与横肋方向相反（图14—83）。奥陶纪。

Lituites Breynius, 1732（喇叭角石或薇石） 松旋形。幼年期旋卷，成年期则变为直形。壳面具明显的横肋及与之平行的生长纹。体管近背部。隔壁颈短而直。缝合线直线形（图14—84）。中奥陶世。

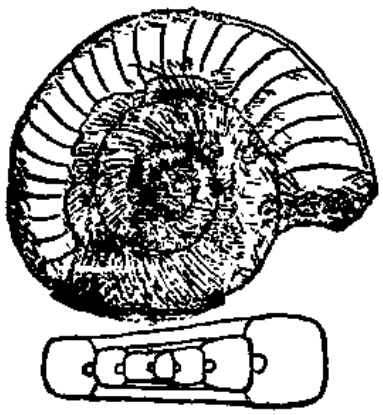


图 14—83 *Discoceras eurasiaticum* Frech ×2/3, O_2

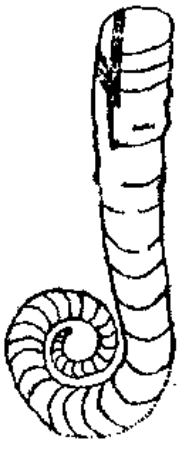


图 14—84 *Lituites lii* Yü ×2/3, O_2

鹦鹉螺目（Nautilida）

Huanghoceras Grabau, 1922（黄河角石）壳外卷呈盘状。脐宽而浅，中心有脐孔。旋环横断面为长方形。侧面具粗而直的横肋，该肋不越过腹部，在腹侧缘上有时结为瘤状。缝合线具宽而浅的侧叶（图14—85）。石炭纪至二叠纪。

Liroceras Teichert, 1940（纹鹦鹉螺）鹦鹉螺式壳，呈亚球形。旋环横切面呈肾形。腹部宽圆。脐窄或近闭合。壳面光滑或饰细纹。体管小，直短颈。缝合线略呈直线形（图14—86）。石炭纪至二叠纪。

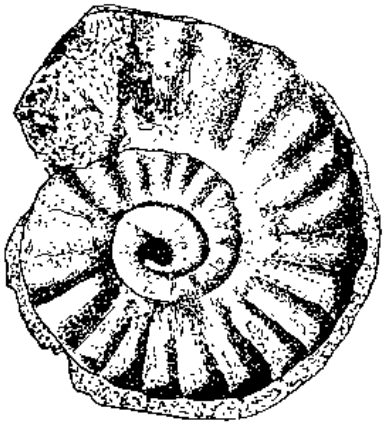


图 14—85 *Huanghoceras linchengense* Yin
×2/3, C_3

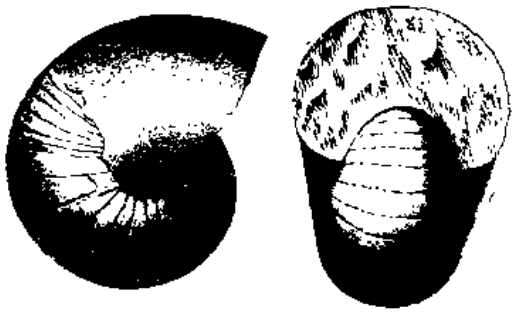


图 14—86 *Liroceras milleri* (Newell)
×0.66, C

2．杆石超目（Bactritoidea）特点及化石代表

杆石壳为圆锥形，多数是直的，少数为弯的。体管简单，位于腹部。隔壁颈一般较短。缝合线直或略为弯曲，具V字形腹叶。胎壳呈球形或圆锥形。壳面通常光滑，有时具横的或纵的线纹。

杆石从早奥陶世开始出现，它是由奥陶纪的鹦鹉螺演化来的。中、上泥盆统的杆石多具窄圆锥形壳；石炭纪壳多为宽圆锥形，壳面具有横肋，气室也较低；至早二叠世，杆石逐渐衰退，壳多为窄圆锥形，二叠纪末，绝大部分绝灭，仅极少数延续到三叠纪。

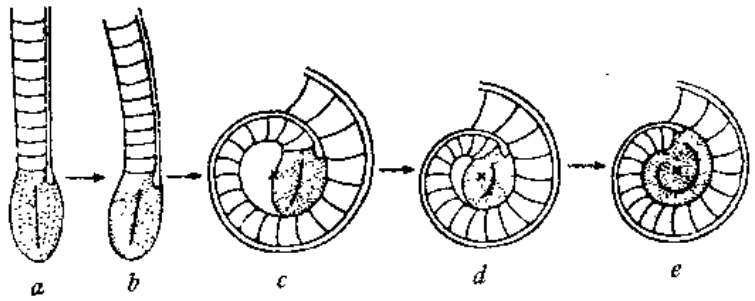


图 14—87 由直壳的杆石类向旋壳的无棱角石类之过渡，图示均为个体发生最早阶段之纵切面

a—*Lobobactrites* 直壳；b—*Anetoceras* 弯壳；c—*Gyroceratites* 旋卷壳；d—*Nimagoniatites* 旋卷壳；*Agoniatites* 紧密旋卷

图 14—88 *Lobobactrites lelipticus* (Frech)
×1, D

有人认为菊石起源于杆石类，因杆石类具球状的胎壳和位于边缘的小体管，这二个重要特征与菊石一致。*Lobobactrites* 可能是杆石类变到菊石类的过渡类型，它的缝合线具一腹叶和二个全侧叶，与最早期的菊石缝合线类同（图14—87）。

Lobobactrites Schindewolf, 1932（叶杆石）壳呈杆状，两侧略扁。横切面呈椭圆形。表面具生长细纹，该纹由腹部向背部倾斜。缝合线具一窄小呈"V"字形的腹叶，侧面各有一宽的侧叶，背部有一亚棱形或窄圆的鞍。体管位于腹部（图 14—88）。

3．菊石超目　Ammonoidea 基本构造及化石代表　Ammonite 菊石目

1）壳形　菊石超目与鹦鹉螺超目一样，壳体大小差别很大，一般壳的直径为数厘米或十余厘米，小的壳不到 1 厘米，而最大的壳直径可达2.5米。壳的形状也是多种多样的，有直形壳、三角形壳、锥形壳和旋卷形壳，以后者占绝大多数（图 14—89，图 14—90）。

旋卷形的横切面、旋环横切面的形状及腹部形态是鉴定属种时的重要依据，因此在观察时必须注意它们的形态构造（图 14—91）。

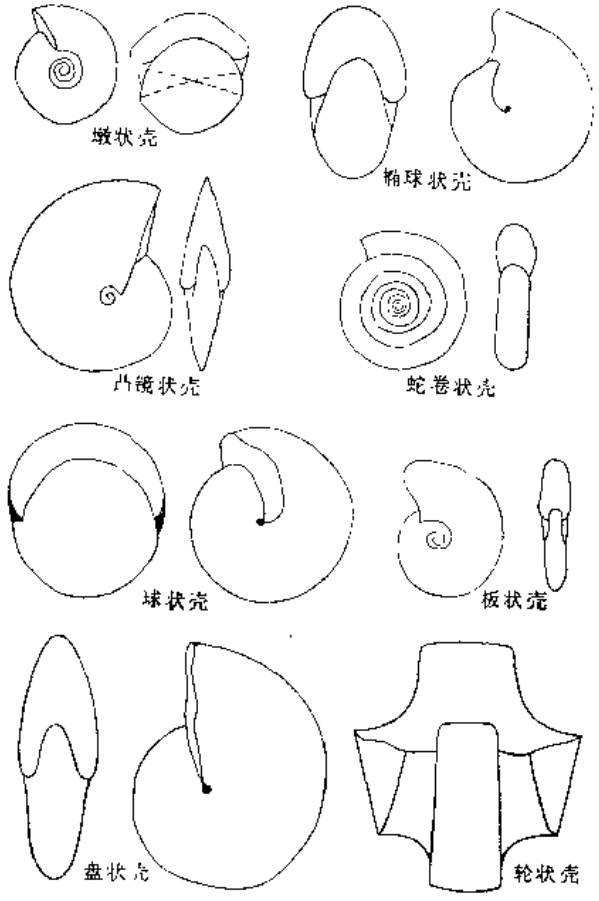


图 14—89　菊石类正常旋卷壳形

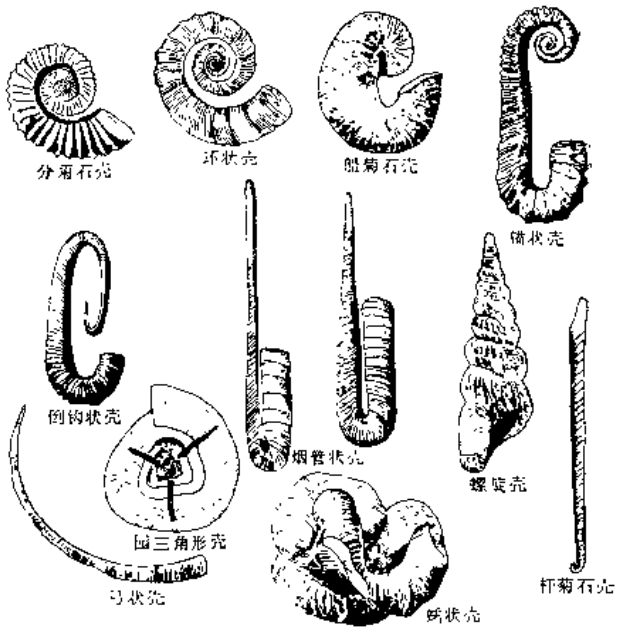


图 14—90　菊石类各种异形壳

2）壳饰　菊石壳的纹饰与鹦鹉螺相似，常发育有生长线与壳体前后方向相平行的纵纹（旋纹）以及与壳体前后方向相垂直的横肋。横肋型式繁多，按其分布可分为疏的、密的和束状的。按其形状有凸、双凸、凹、双凹、波状、镰形、前伸、之字形、闭锁、抛物线等（图 14—92）；并有各种各样的瘤刺，放射状的横瘤，与旋轴方向相同的纵瘤，有的瘤不生在横肋上，有的横肋上生出很多排瘤（图 14—93）；有些类别还具有收缩沟构造，

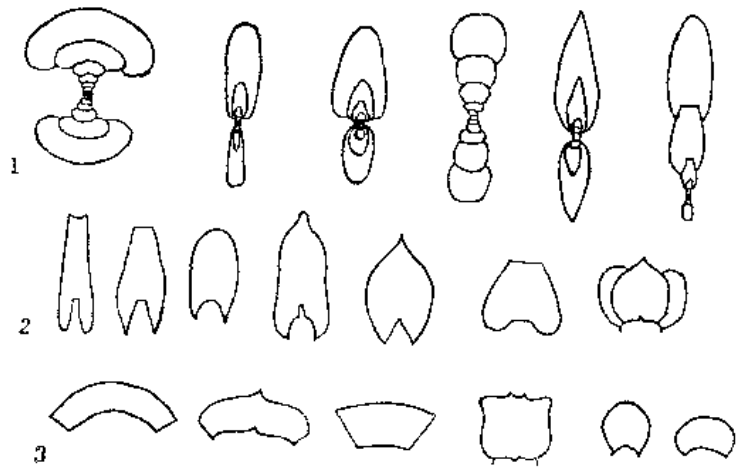
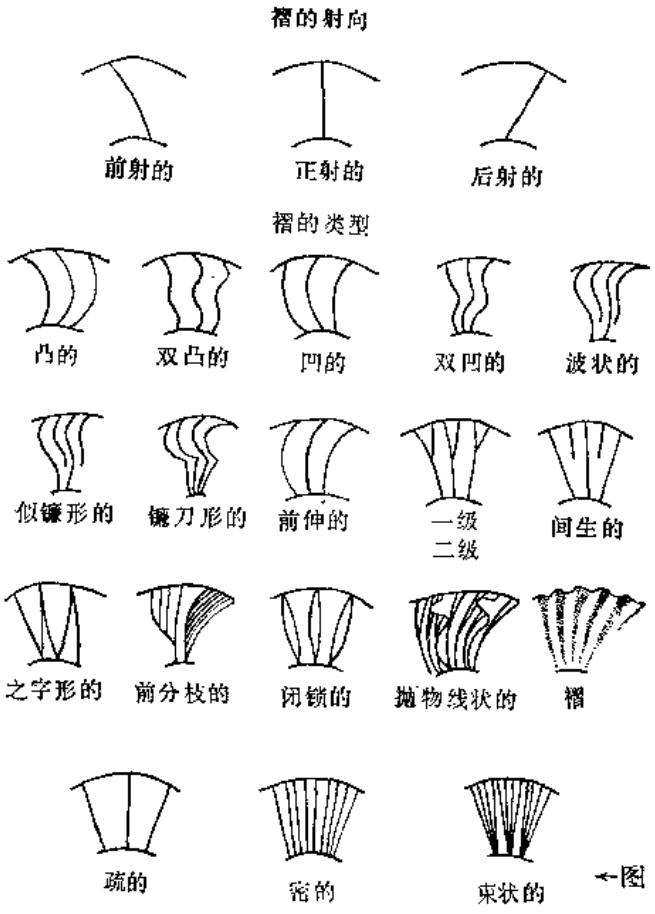


图 14—91　菊石壳的横切面(1)、旋环横切面(2)及腹部形态(3)



←图 14—92　菊石的横肋

其方向与生长线相一致，一旋环上有 3—10 条不等。

3）壳的构造　菊石壳通常为多圈的平旋壳，每一圈称为一旋环。整个外壳由胎壳、气壳和住室组成。胎壳常呈球状或桶状。气壳部分也分成许多室，但体管很细小，无复杂的构造。体管的位置不是固定的，在内部几个气室位于隔壁的中央或靠近背部，至外部几个旋环上则渐向外移动，以后便固定在腹部。除海神石目自内至外都是位于背部外，其他绝大多数菊石的体管都位于腹部。菊石除体管的位置与鹦鹉螺超目不同之外，体管的构造也有变化，在内部几个旋环上，隔壁颈向后方伸延，为后伸体管，到外部几个旋环上，隔壁颈渐变为向前伸，为前伸体管。原始的菊石与鹦鹉螺类相同，隔壁颈都是向后伸的。菊石超目的住室变化很大，有些长达一个半旋环，有的很短。许多中生代菊石在老年期，住室常发生离心状，使最外一旋环成为各种不同的形状，最常见的是驼背形或钩形。其口部形态也是多种多样的，最通常的为圆形、椭圆形，普遍存在腹弯，有的则具有侧垂或腹鞘（图14—94）。

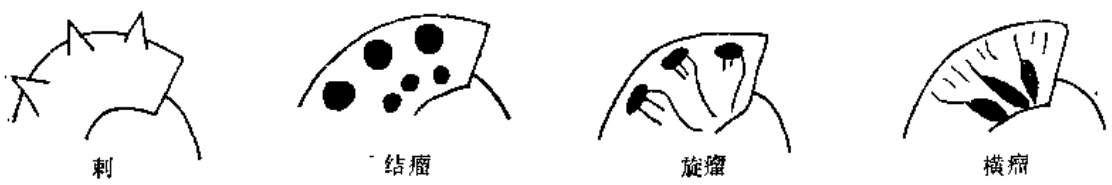


图 14—93　菊石类瘤刺形态

4）缝合线　隔壁的边缘和壳壁内面相接触的线叫缝合线，缝合线在分类和演化上都具有重要的意义。一般情况下，只有当外壳表皮被剥去后，才露出缝合线。缝合线可以分为内外两部分，自腹部经两侧面到两旋环接合线的部分称为外缝合线，自接合线经过背部到另一面的接合线部分，称内缝合线。如同鹦鹉螺超目一样，缝合线向前弯曲的部分称为鞍，向后弯曲的部分便称为叶。最基本的叶有四个，位于腹部的叶称为腹叶；位于背部的叶称为背叶，位于两侧面的叶称为侧叶；位于脐线内外部分的叶称脐叶，脐线外边可见部分称悬叶或助线系，如这部分已分化成为独立的叶则称为助叶。在侧叶与助叶之间，若另有一个侧叶，则前一侧叶称第一侧叶，后者称为第二侧叶。腹叶与第一侧叶之间的鞍称为第一侧鞍（或外鞍），位于第一侧叶和第二侧叶之间的鞍称为第二侧鞍。在腹叶与第一侧叶之间有些科属具有次级叶及

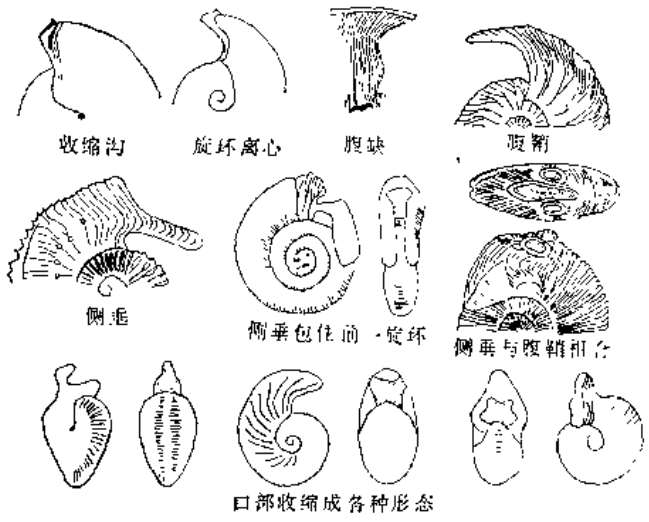


图 14—94　菊石壳口部形态

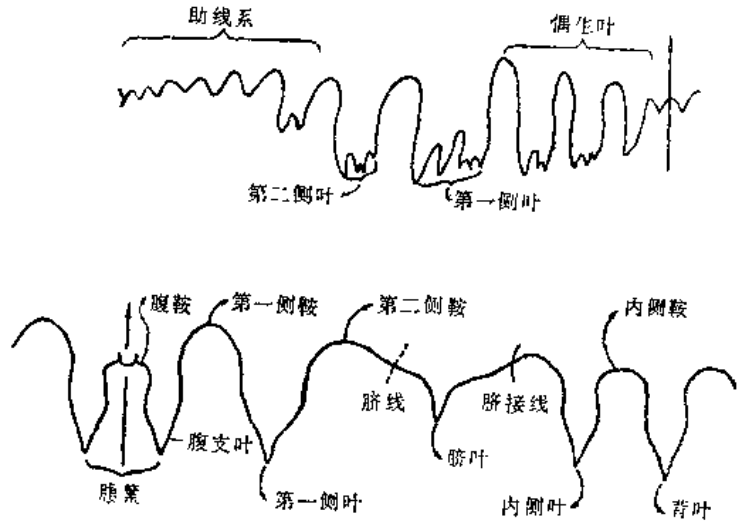


图 14—95　菊石缝合线的要素
（直线代表腹中央，箭头指向前方）

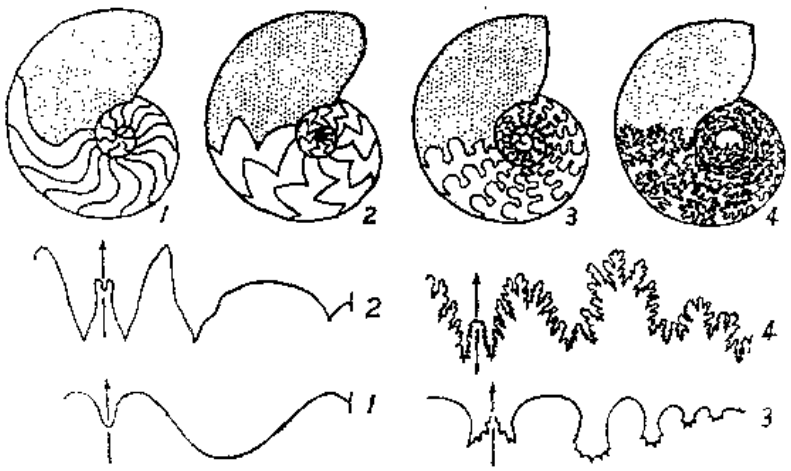


图 14—96　菊石缝合线的类型
1—无角菊石型；2—棱角菊石型；3—齿菊石型；4—菊石型

鞍，其大小几乎与一级腹叶及侧叶相等，称为偶生叶。内缝合线的叶和鞍大致和外缝合线上的相当。除背叶外，亦有相当的侧叶及侧鞍，在描述时加一内字，以区别外缝合线上的叶和鞍，菊石缝合线根据隔壁褶皱的程度分为四大类型（图14—96）：

（1）无角菊石型：鞍、叶数目少，且形态完整，并具有宽的总侧叶，如无角菊石 *Agoniatites*。

（2）棱角菊石型：鞍、叶数目多，且形态完整，通常叶呈尖棱状，如棱角菊石 *Goniatites*。

（3）齿菊石型：鞍部完整，叶部再分为齿状，如齿菊石*Ceratites*。

（4）菊石型：鞍和叶再分出许多小叶，如白羊石 *Arietites*

5）口盖　菊石的口盖有石灰质的和角质的，相当于鹦鹉螺的头盖或腹足类的厣。口盖可以分为二类，双口盖是最普通的，由一对大致成三角形微向外凸的石灰质片组成，两薄片的中间有一条直的铰合线；单口盖只有一片角质的薄片，它不能完全封闭口部。另有一种由双口盖结合而成，称为合口盖。双口盖由三层组成，外层薄，表面具斑点状、粒状、脊状和沟状的同心纹；中层厚，泡沫状或管状构造；内层薄，内表面光滑（图14—97）。菊石的口盖大多数与壳分开保存，因此口盖被单独作为一个分类单位来研究，分类根据主要是纹饰，其次是形状和厚度。口盖由早泥盆世开始出现，但古生代和三叠纪很少，有的都是单口盖，它主要产于侏罗、白垩纪，而合口盖仅见于晚白垩世。

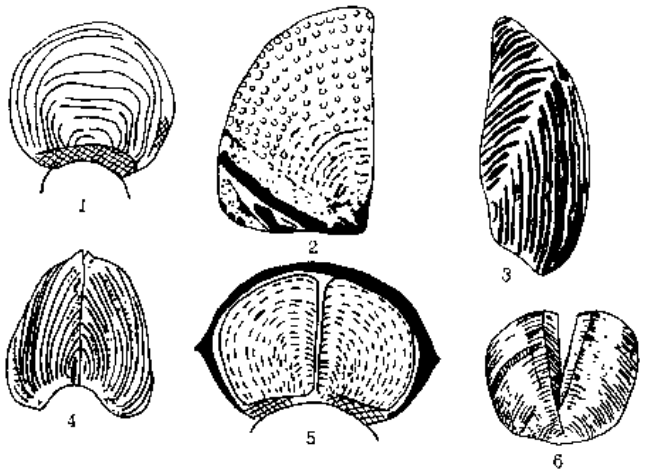


图 14—97　菊石口盖类型

1—3—单口盖；4—5—双口盖；6—合口盖

根据体管的位置和缝合线的特征，菊石超目可分五个目，兹将其特征列表比较如下：

目名	体管		缝合线类型	时代
	位置	隔壁颈指向		
无角菊石目 Agoniatitida	腹方	后伸	棱角石型为主，少数无角石型及齿菊石型	D_1—T_3 古生代为主
海神石目 Clymeniida	背方	后伸	棱角石型为主，少数为无角石型	D_3—C_1 以 D_3 为主
棱角菊石目 Goniatitida	腹方	前伸（大多数）	棱角石型为主，少数为齿菊石型及菊石型	D_2—T 以 Pz 为主
齿菊石目 Ceratitida	腹方	前伸	齿菊石型为主，少数为棱角石型及菊石型	P—T_3 以T 为主
菊石目 Ammonilida	腹方	前伸	菊石型，少数为假齿菊石型或假棱角石型	T_1—K_2 以J—为主

无角菊石目（Agoniatitida）

Anetoceras Schindewolf, 1934（松卷菊石） 壳松旋成环形，近外卷或全外卷。壳面饰有横肋。脐宽。缝合线较简单，具腹叶、侧叶和背鞍（图 14—98）。早、泥盆世早期至晚期。

Agoniatites Meek, 1877（无角菊石） 壳半内卷，呈饼状。壳表饰以横纹或线。标准的无角菊石型缝合线（图 14—99）。中泥盆世。

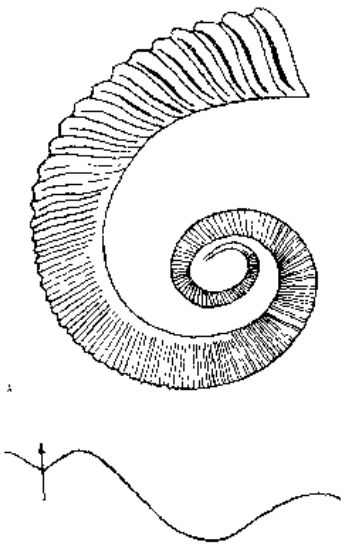


图 14—98 *Anetoceras arduennense* (Steininger)
×2/3, D_1

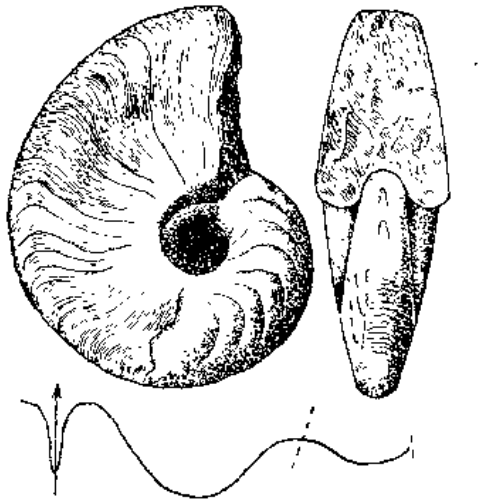


图 14—99 *Agoniatites vanuxemi* Hall
×1/3, D_2

Manticoceras Hyatt, 1884（尖棱菊石） 壳半外卷至内卷，呈扁饼状。腹部由穹圆形到尖棱状。壳面饰有弓形的生长线。缝合线由一个三分的腹叶、一对侧叶、一对内侧叶及一个背叶组成（图14—100）。晚泥盆世早期。

海神石目（Clymeniida）

Clymenia Münster, 1843（海神石） 壳外卷，呈盘状。脐宽而浅。壳面较光滑。缝合线的腹鞍宽大，侧叶不对称。体管在背部（图14—101）。晚泥盆世晚期。

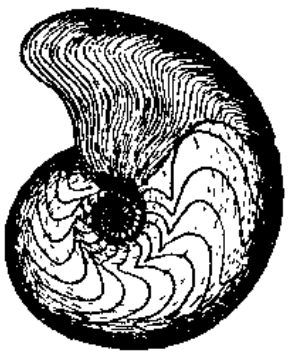


图 14—100 *Manticoceras intumescens* Beyrich
D_3

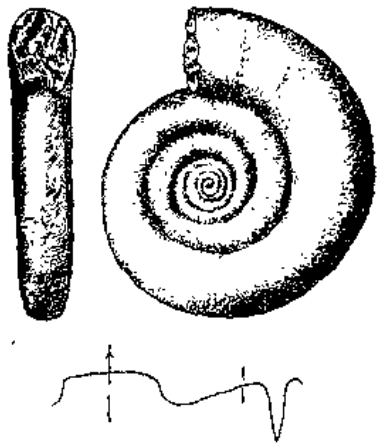


图 14—101 *Clymenia laevigata* Münster
D_3

Wocklumeria Wedekind, 1918（乌克鲁菊石） 壳内卷呈厚饼状或亚球状。侧面中央下凹成中等宽的脐。幼年期壳略呈三角形旋转，具有深而直的收缩沟。体管在背部(图14—102)。晚泥盆世晚期。

棱角菊石目 (Goniatilida)

Goniatites Haan, 1825（棱角菊石） 壳呈球形，近内卷。腹部宽圆。脐窄小。壳表光滑或具较明显的纵纹。标准的棱角菊石型缝合线（图14—103)。早石炭世。

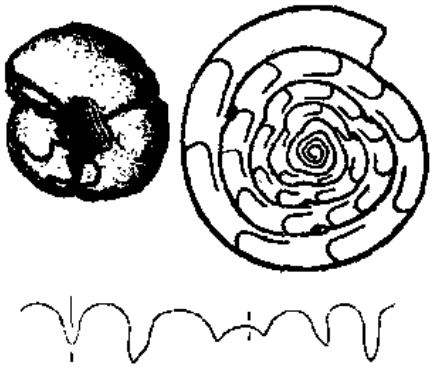


图 14—102 *Wocklumeria sphaeroides* (Richter)
×1, D_3

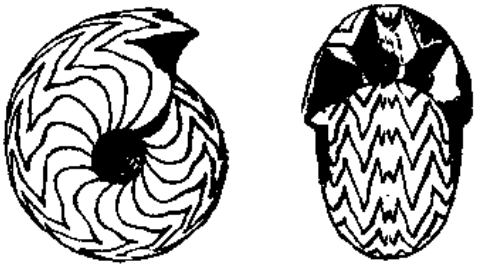


图 14—103 *Goniatites*
C_1

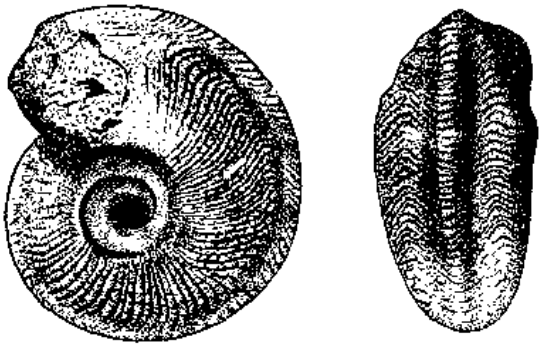


图 14—104 *Reticuloceras kueichouense* Chao et Liang
×1, C_2

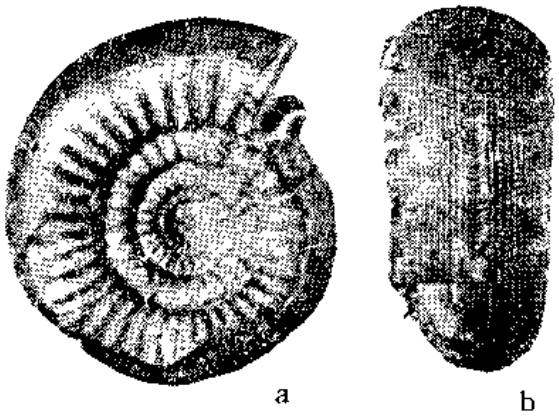


图 14—105 *Brammeroceras perontum* (Yin)
×1, C_2

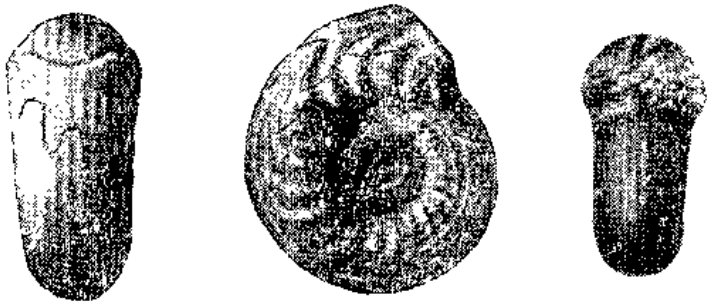


图 14—106 *Altudoceras altudese* (Böse) ×2, P_2

Reticuloceras Bisat 1929（网纹菊石） 半内卷至近内卷，壳呈饼状。腹部呈窄棱形。壳表饰以横纹及纵纹交织成的网格状纹饰，具收缩沟。棱角菊石型缝合线（图14—104)。中石炭世。

Brammeroceras Plummer te Scott, 1937（布朗氏菊石） 壳外卷，呈盘状。旋环横切面呈椭圆形。侧面饰有横肋或网纹。缝

合线的鞍圆叶尖（图14—105）。中石炭世。

Altudoceras Ruzhencev, 1940（阿尔图菊石） 半外卷至半内卷，盘状。脐较大。壳面饰以纵旋纹和不明显的横纹，至腹部向后弯曲形成腹弯。内旋环具瘤。缝合线的腹叶不很宽，具尖端，侧叶宽而尖，脐叶呈漏斗状（图14—106）。二叠纪。

齿菊石目（Ceratitida）

Pseuditirolites Sun, 1937（假提罗菊石） 壳外卷，盘状。腹部呈屋脊状或穹形，具明显的腹中棱。内部旋环侧面饰有小瘤，外部旋环侧面发育丁字形肋或横肋具腹侧瘤。齿菊石型缝合线，在腹叶处不呈齿状（图14—107）。晚二叠世。

Otoceras Griesbach, 1880（耳菊石） 壳近内卷，具很深的脐，脐缘高高地突出成为耳状。腹部尖棱状。旋环横断面为三角形。缝合线为齿菊石型，腹叶小，有二个侧叶（图14—108）。早三叠世。

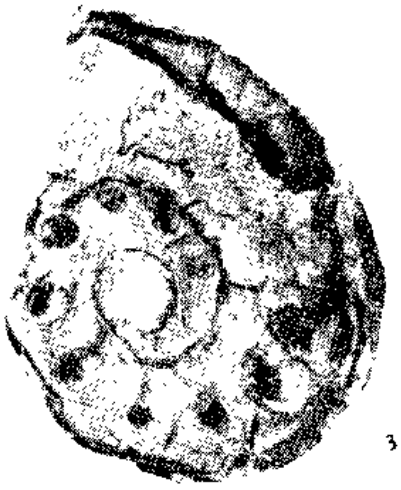


图 14—107 *Pseudotirolites asiaticus* (JKL) ×1, P_2

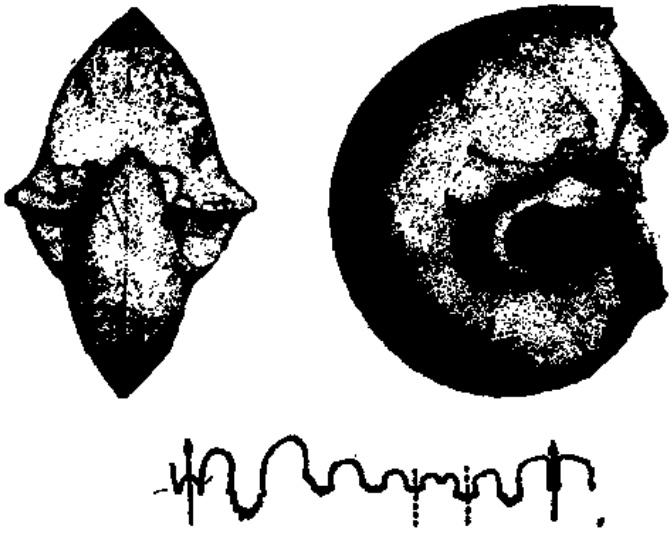


图 14—108 *Otoceras woodwardi* Griesbach ×1/2, T_1

Ophiceras Griesbach, 1880（蛇菊石） 壳外卷，呈盘状，脐宽而浅。腹部穹圆，旋环横断面略呈三角形。表面一般光滑或具不明显的肋或瘤。缝合线为微弱的齿菊石型，具两个细长的侧叶及短的助线系（图14—109）。早三叠世。

Meekoceras Hyatt, 1879（米克菊石） 壳外卷至半内卷呈扁饼状。腹部较平，表面光滑或具微弱的横纹。缝合线为齿菊石型，叶部下端具少数但很显著的齿（图14—110）。早三叠世。

Tirolites Mojs, 1879（提罗菊石） 壳外卷呈盘状。腹部宽圆。旋环横断面为梯形。侧面具肋，腹侧缘有瘤状物。齿菊石型缝合线，具宽且浅的，完整的或微齿状的侧叶，脐缘上有一个辅助叶（图14—111）。早三叠世。

Paraceratites Hyatt, 1900（拟齿菊石） 半内卷，旋环扁平。腹部近脊状。常具三瘤而横肋较弱。鞍、叶锯齿较多，为齿菊石式缝合线（图14—112）。中三叠世。

Ceratites Haan, 1825（齿菊石） 外卷至半外卷，厚盘状。腹平或微凸，旋环横断面近方形。壳面饰有粗横肋，在腹侧常结为瘤状。典型的齿菊石型缝合线（图14—113）。中

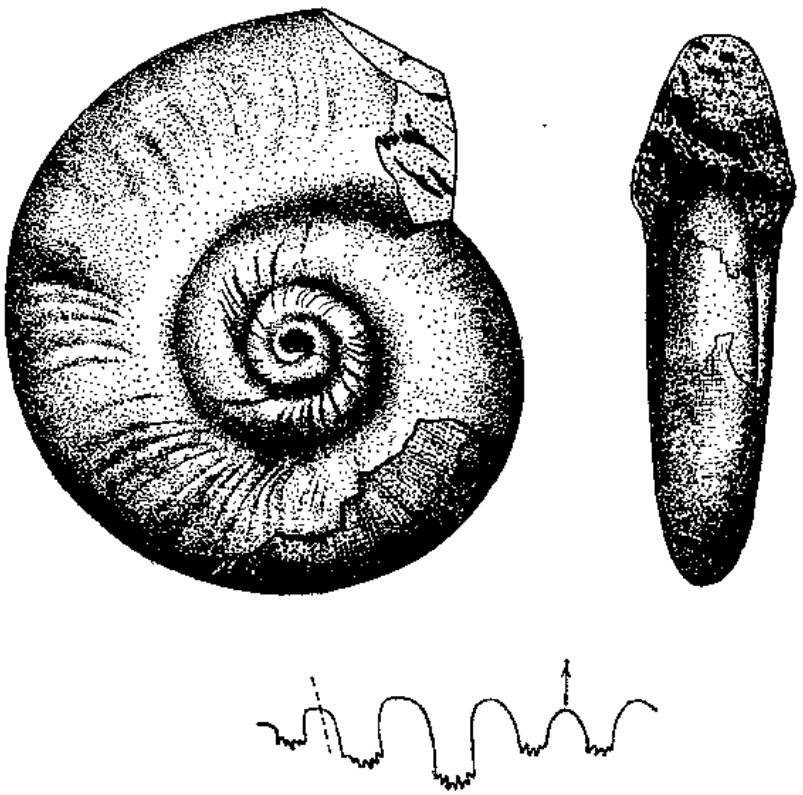


图 14—109 *Ophiceras tibeticum* Griesbach
×1, T_1

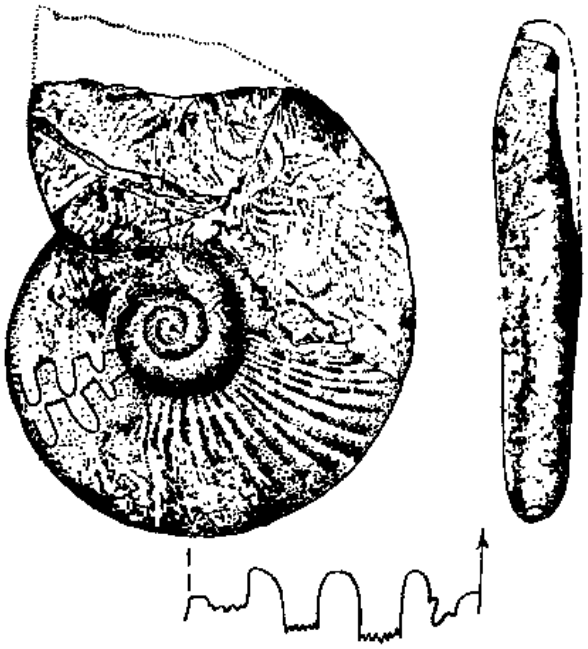


图 14—110 *Meekoceras kweichowense* Tien
×2/3, ×3/4 (缝合线), T_1

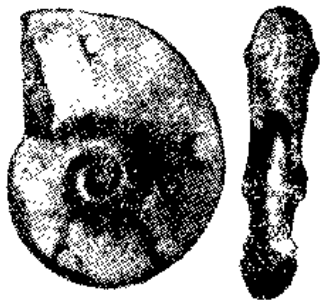


图 14—111 *Tirolites idrianus*
(Hauer) ×0.7, T_2

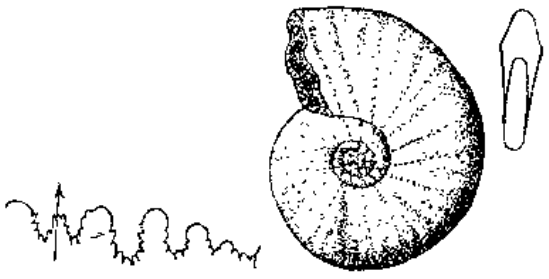


图 14—112 *Paraceratites elegans* Mojsisovics
T_2

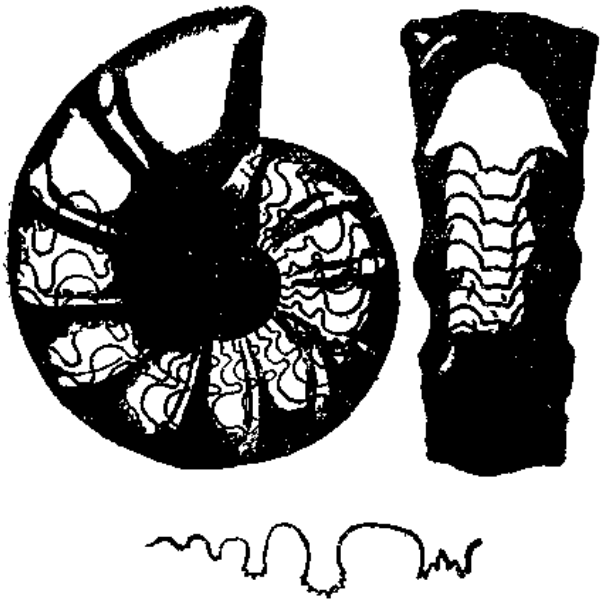


图 14—113 *Ceratites nodosus* Haan
×1/3, T_3

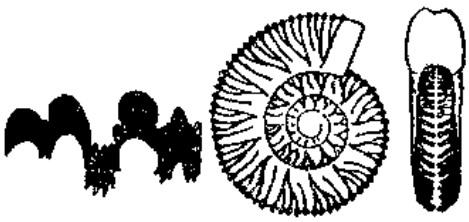


图 14—114 *Protrachyceras*
×2/3, T_2

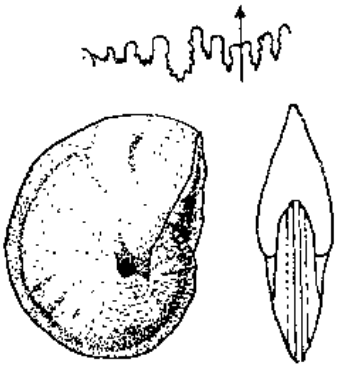


图 14—115 *Paratibetites adolphi* Mojs
×0.5, ×1（缝合线）T_3

三叠世。

Protrachyceras Mojs, 1893（前粗菊石） 半内卷至近内卷，呈扁饼状。腹部具腹沟，沟旁各有一排瘤。壳表具有许多横肋，每一肋上附有排列规则的瘤，横肋常分叉或插入。缝合线为亚菊石式，鞍部也发生微弱的褶皱（图14—114）。中至晚三叠世。

Paratibetites Mojs, 1896（付西藏菊石） 内卷，壳宽厚，旋环横断面略呈长方形。幼年期腹部为窄棱形，成年期腹部有腹沟出现，最外旋环上腹沟消失，变成窄圆或呈棱状，同时在侧面上的肋及瘤变得微小。缝合线为亚菊石型（图14—115）。晚三叠世。

菊石目（Ammonitida）

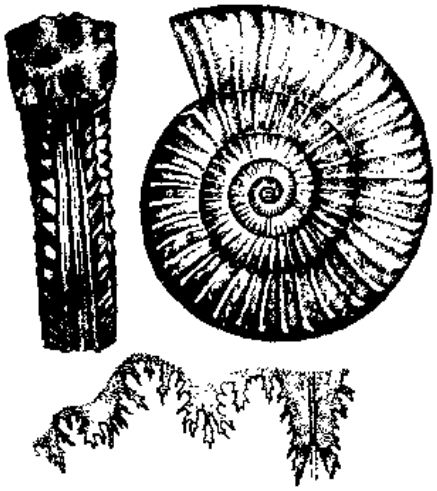


图 14—116 *Arietites bucklandi*
(Sow) ×2/3, J_1

图 14—117 *Turrilites*
×1, K_2

Arietites Waagen, 1869（白羊石） 外卷，厚盘状，脐宽。旋环横断面近方形。腹部具三脊二槽。壳侧面具单一的粗横肋，至近腹部时膨大成瘤，瘤以外之部分迅速转向前方。菊石型缝合线（图14—116）。早侏罗世。

Turrilites Lamarck, 1801（塔菊石） 壳锥旋呈尖塔状，顶角小。旋环横断面为圆环形或方形。旋环具横肋，肋上有三至四排瘤。菊石型缝合线，侧叶二分（图14—117）。晚白垩世。

Baculites Lamarch, 1979（杆菊石） 幼年时旋卷，但很快变为直立杆状。旋环横断面呈椭圆形。壳表光滑或具平行口部的细纹。缝合线为退化的菊石型，鞍、叶均二分（图14—118）。晚白垩世。

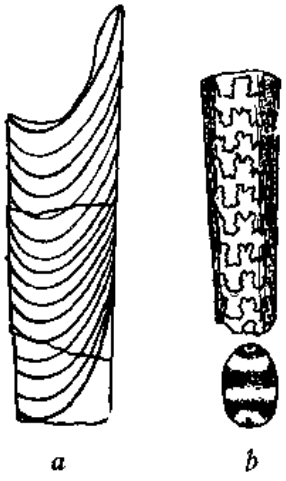


图 14—118 a—*Baculites anceps* Lam. K_1 b—*B. aujasi* Lam K_2

图 14—119 金乌贼 *Sepia*

（三）内壳亚纲（Endocochlia）

本类动物因具有两个鳃，所以又称二鳃亚纲，它包括除了鹦鹉螺之外的所有现存海生头足纲。内壳亚纲通常根据触手的数目分为十腕目和八腕目。八腕目没有真正的内壳，如章鱼。十腕目则通常具有内壳，如 *Spirula*（旋壳乌贼）（图14—63）和 *Sepia*（金乌贼）等（图14—119）。旋壳乌贼多室的壳体仍旧保留下来，并有一大部分形成内壳，这种现象可以认为是外壳亚纲进化到内壳亚纲的过渡。而金乌贼的内壳具有特殊的前甲、闭锥和鞘的构造。已绝灭的箭石类，通过与它们相比较而确定为十腕目的一个亚目。

箭石是侏罗和白垩纪地层中常见的化石，它是内壳亚纲中最具有地层意义的类别。

箭石最早生成胎室，后向前连续生长成闭锥，软体仍固着于闭锥体中，后外套膜迅速增长，闭锥被外套膜分泌的石灰质包裹，石灰质向前形成前甲和向后形成鞘（图14—120）。鞘通常最易保存为化石，它位于后端，圆锥状或纺锤状。由辐射状排列的方解石柱体构成。

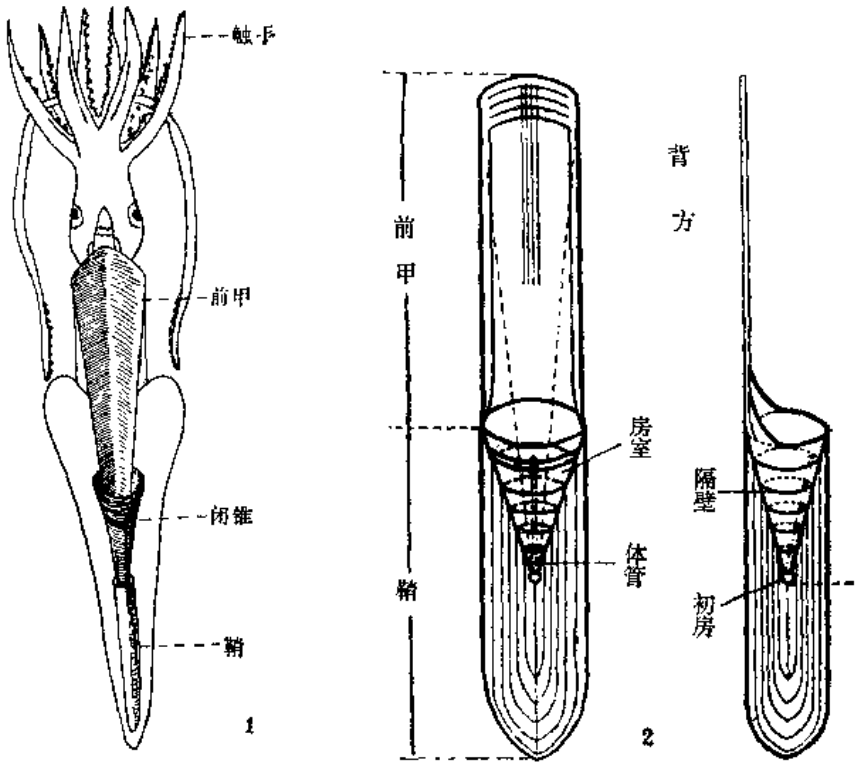


图 14—120 箭石复原图（1）及硬体构造图（2）

图 14—121 *Aulacoceras sulcatum var. minor* Bülow
×1, T_3

图 14—122 *Belemnopsis gerardi* (Oppel)
×1/2, J_2

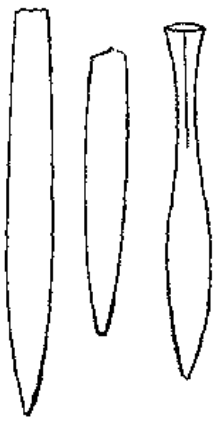


图 14—123 *Hibolites subfusiformis* (Raspail) 的三种形态

闭锥呈锥形，它相当于鹦鹉螺或菊石的外壳，有许多被隔壁分成的气室，近腹部有体管，有时也能保存为化石。前甲是闭锥背部长而阔的舌状突起，它的作用可能是保护背面的内脏，性脆易碎难以保存为化石。

鉴定箭石标本应该注意下列特征：鞘的形状，鞘断面的形状，纵沟特征，鞘尖的形状，鞘面的纹饰，锥槽（位于鞘的前部，为放置闭锥之处）的位置及深浅等。

箭石类最早出现于早石炭世，但古生代的种类较少，到中生代，特别是侏罗纪和白垩纪的地层中最常见，于第三纪中期以后全部绝灭。

我国已发现的几个箭石属

Aulacoceras Haur, 1860（沟箭石） 鞘长且直，末端逐渐变尖。横断面呈圆形。鞘面呈皱纹状。侧部有一对沟。闭锥长，呈圆锥形，气室高（图14—121）。晚三叠世。

Belemnopsis Bayle, 1878（似箭石） 鞘细长，圆柱状到纺锤状，向顶端逐渐变尖。鞘的横断面呈圆形。腹沟很长，直到鞘的下端。锥槽短浅（图14—122）。中侏罗世。

Hibolites Montfort, 1808（希波尔箭石） 鞘小或中等大，纺锤形。横断面为圆形或椭圆形。具腹纵沟。锥槽短（图14—123）。中侏罗世至早白垩世。

（四）头足纲的生态

现代头足类都是海生的，而它的化石又都保存于海相地层中，和海生动物共生，因此可以肯定过去的头足纲动物也是海生的。

现代内壳亚纲都是营群体游泳生活，过去的箭石可能亦然，不过笨重的鞘说明它可能不是快速游泳者。

外壳亚纲几乎全部绝灭，现仅存*Nautilus*一属，营游泳及底栖爬行生活。古代的是否也如此呢？许多古生物学家作过各种各样的推测，一般认为鹦鹉螺超目中壳似现代鹦鹉螺者，是在海底或近海底不远的地方游泳；一部分旋卷一部分为直形的壳如喇叭角石则是漂游的动物；直壳鹦鹉螺根据其形状、内部构造、口部的形状以及表面上的色带等化石本身所具有的特征加以推测，大致可分为以下几种类型：

1．壳为长锥形，体管细小，气室内无沉积物的属，一般都是沿水平方向或尖端向上斜的游泳动物，如直角石。

2．壳为长锥形，体管粗靠近腹部，气室内无沉积物者，可能是海底爬行或近海底的游泳动物，如内角石等。

3．壳为长锥形，体管粗近腹部，体管及气室内具有沉积物者可能是底栖动物或近海底爬行动物，如阿门角石。

4．壳短而粗呈流线型，内部无沉积物或有很少沉积物者是好的游泳动物，如袋角石。

5．壳体短而粗，口部收缩为裂缝状，内部无沉积物或很少者为海底爬行或浮游动物，如闭角石。

菊石超目中正常旋卷类型的壳凡壳壁薄，肋瘤纹饰为空心，并有由隔壁密封起来的气室，这些都是减轻壳的比重之特点，便于动物在水中游泳，因此推测正常旋卷型壳具有游泳能力。流线型壳体通常是远洋的快速游泳类型，而具有膨凸壳体和强烈壳饰的类型则不适于快速游泳，可能属近海浅水类型。另一类异形壳，如高塔状螺旋壳的塔菊石类，游泳不便，估计它们都是沿海底爬行的；蜷卷壳类营底栖固着生活；船菊石壳类型可能在幼年正常旋卷时期是主动游泳的，后来壳伸直，头朝下变成被动游泳，成年期又变为头朝上被

动游泳，同时又保留着借漏斗作主动游泳的能力；杆石壳以头朝下生活，为较被动的浮游状态（图14—124）。

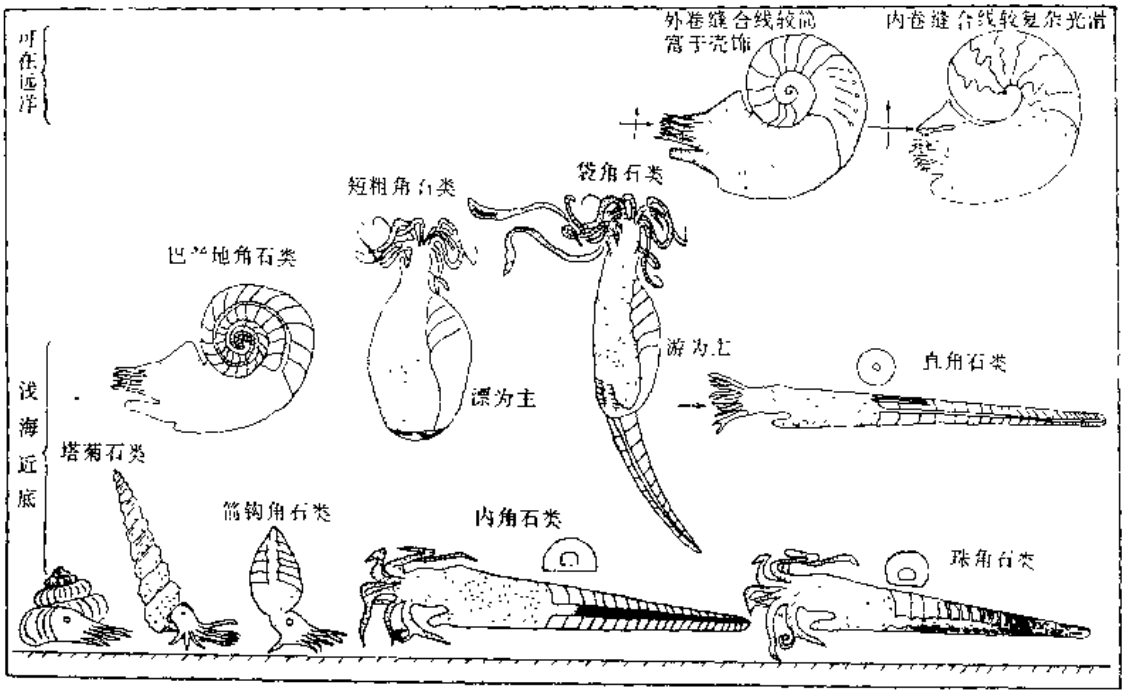


图 14—124 头足类生态示意图→表示可能的游泳方向

从上述情况看来，头足类由于身体构造不同，其游泳能力各有不同。

头足纲一般都有很广的地理分布，这是一方面由于大多数营游泳或飘游生活，可飘浮很远。另一方面，由于动物死后，软体腐烂或从外壳上脱落，这是充满气体的外壳便漂浮水中，而被海流运到远处。例如现代鹦鹉螺分布于马来半岛附近，而它们死后留下的空壳却可横漂印度洋，直达马达加斯加岛东岸。由于头足纲演化很快，再加上这个地理广布的特点，它们当中的许多类别就成为优良的标准化石，可以对比距离很远的地层。

（五）头足纲的演化趋向

头足纲中鹦鹉螺超目及菊石超目的演化都有一定的趋向。鹦鹉螺超目的演化趋向为：缝合线由简单到稍复杂，早古生代为圆环形或仅有微弱的弯曲，到晚古生代缝合线弯曲比较显著，有明显的鞍和叶，中生代时则发育有非常显著的鞍和叶；壳形由直到微弯到旋卷，由外卷到内卷（图14—125）；体管由大到小。

菊石超目的演化趋向是最引人注目的，大致有下列几个方面：

1．缝合线由无角菊石型→棱角菊石型→齿菊石型→菊石型。古生代菊石的缝合线以棱角菊石型为主，并一直延续到三叠纪末。早石炭世后期由此演化出齿菊石型，成为三叠纪菊石缝合线的主要类型。菊石型缝合线又从齿菊石型分出，在早二叠世开始出现，侏罗白垩纪时达到全盛。在白垩纪时，一部分菊石型缝合线又简化为假齿菊石型和假棱角石型。这个演化顺序不但可以从它们在地史上的出现先后得到证明，而且亦可在个体发生史中重演。在图14—126中可以看到，菊石类 *Dactylioceras*（指菊石）的缝合线在幼年期是棱角石型的，成长过程中逐渐复杂化，最后到成年期变为菊石型。对缝合线复杂的菊石类的幼年期加以研究，常可确定其与缝合线较简单的祖先种类（棱角菊石型、齿菊石型）的

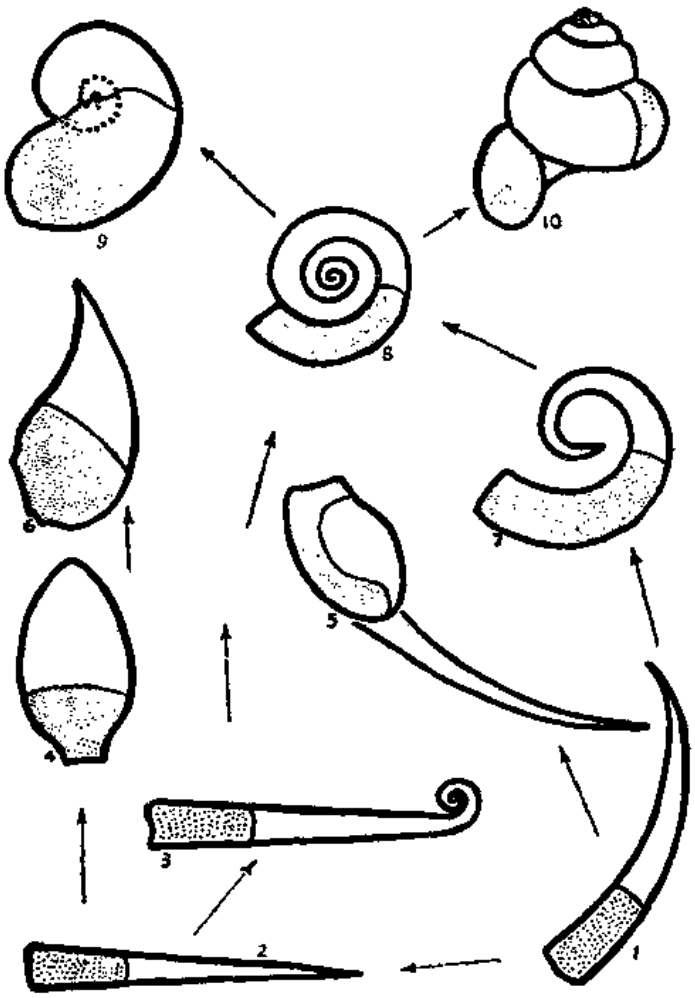


图 14—125 鹦鹉螺类壳形的变化

1—弓角石壳；2—直角石壳；3—喇叭角石壳；4—6短角石壳；5—袋角石壳；7—环角石壳；8—触环角石壳；9—鹦鹉螺壳；10—锥旋壳

亲缘关系，对于研究系统演化十分重要。

2．壳饰由光滑→简单壳饰→具复杂壳饰。古生代菊石以光滑壳为主，从中生代起，具肋类型占优势，至侏罗白垩纪时，多数具有复杂的网、瘤、刺及肋多次分叉等的壳饰（图 14—127）

3．壳形由不旋卷→正常旋卷→变扁平（扁饼状）变膨大（球状、桶状）→异形壳。

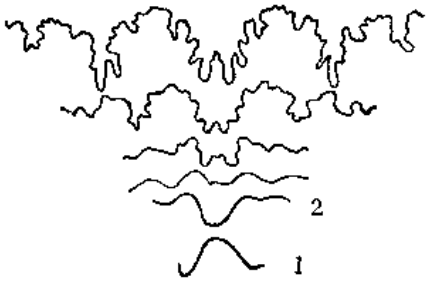


图 14—126 *Dactylioceras commune* (Sowerby) 个体发生史中缝合线的变化

1,2为幼年期，其上为成年期

4．个体由小→大。泥盆纪、石炭纪的菊石通常直径不超过7.5厘米，其中个体最大的如 *Manticoceras* 的个别种直径可达35—60厘米；二叠纪时一般的个体较泥盆、石炭纪大；三叠纪的个体又大些，直径达20厘米的相当多，其中大型的可达80厘米；侏罗纪的个体一般都很大，很多直径达50—80厘米；白垩纪时壳体达到最大程度，直径可达 1.2 米，最大者可到 255 厘米。

5．体管隔壁颈由后伸→前伸。泥盆纪菊石均具后伸体管，石炭二叠纪时，有些菊石在个体发育后期，体管转向前伸。从中生代起，体管全部变为前伸。

头足纲内的演化，一般认为菊石类是由古代鹦鹉螺演变而来，叶杆石是两者间的过渡类型。内壳亚纲也是由鹦鹉螺类演化而来，旋壳乌贼可以认为是它们的过渡类型。

头足纲内各类演化的原因何在？对此存在着深刻的分歧。我们知道有一种客观唯心主义者，他们不能否认物质的客观存在，却想出一种先于物质而存在的“绝对精神”—上帝，说是它支配着物质变化的进程。和他们一样，某些西方学者也企图为菊石的演化规律按上一个预定的支配力量，这就是所谓“生命力”。他们说生物界各门类都有其青春期、壮年期和老年期。在青春期例如泥盆纪至二叠纪的菊石，生命力开始发挥。到壮年期，例如三叠

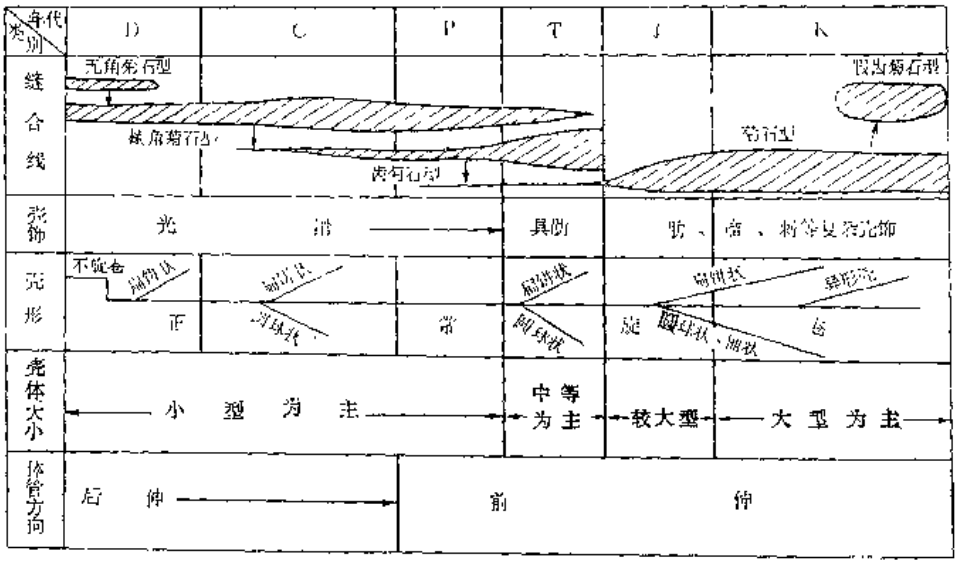


图 14—127　菊石超目演化趋向示意图

纪至侏罗纪的菊石，生命力达到最高峰，缝合线、壳饰和壳形都十分复杂而美丽。而白垩纪的菊石，据说是已进入衰老期，生命力衰退了，表现为有规则地旋卷能力的减退和缝合线趋向简单。最后，到中生代末，生命力耗尽了，菊石就全部绝灭。但是我们知道，白垩纪的这些壳饰趋向简单的松旋菊石却是十分繁盛地广布于世界各地，演化出许多新科、新属，而白垩纪是菊石的极盛期，最巨大的菊石均出现于此纪，为什么这些“生命力衰退”的种类却具有这样强大的生活能力呢？“生命力”论者在这里已陷于自相矛盾。我们认为，菊石演化的原因必须从其与环境的联系中去找。古生代的菊石大部生活于深海中，由它们的化石不与浅水生物如珊瑚、腕足类共生可佐证。它们多营游泳生活，对称的旋壳显然适于在水中保持身体平衡。比较光滑和扁平的体型，特别是象 *Manticoceras* 那样流线型的，亦有利于在游泳时减少阻力。游泳生物为获得丰富食物需经常下沉至海底，在这种迅速浮沉过程中，外壳所受的静水压力剧烈地变化，隔壁的复杂化正是为了加强和支持外壁，以免外壳在迅速升降中被涨裂或压碎，这已为某些学者所证实。中生代时，大量菊石占领了浅水环境，这儿有丰富的食物，它们已不需再迅速地游泳，而更多趋向于爬行觅食和漂浮生活。白垩纪时，爬行和漂浮的趋势更为加强了。敦巴（C. O. Dunbar）指出对于漂浮生物来说，松旋的杆状壳比旋壳更为有利，而对于爬行生物来说，锥旋比平旋更有利，这就说明白垩纪菊石松旋和锥旋与生活方式密切有关。同时由于不再迅速地浮沉，缝合线也简化了。由此可见，所有缝合线、壳形和壳饰的变化都是对环境适应变异的结果。至于菊石的绝灭，也不是由于耗尽了生命力，奈马尔（Neumayr）认为这是因为在白垩纪出现了具有坚强颚部和适于碎壳的牙齿的硬骨鱼类与之竞争的结果。这时已不善游泳的菊石当然敌不过新生的鱼类。同时中生代末地壳运动强烈，海水深度、含盐量等情况迅速改变，大大缩小了菊石的生活领域。在这种不利的自然环境和生物环境下，菊石的种属和数量逐渐减少，而在中生代末绝灭了，剩下迅速活动的内壳亚纲继续繁盛和发展。总之“生命力”论者的结论是：菊石演化是由超物质力量所支配，它的进程不受环境影响。这是一个唯心的荒谬的结论。我们的结论是：生物演化乃是生物内在机体为适应于永远变化着的环境而不断变异的必然结果，生物和环境乃是不可分隔的统一体。

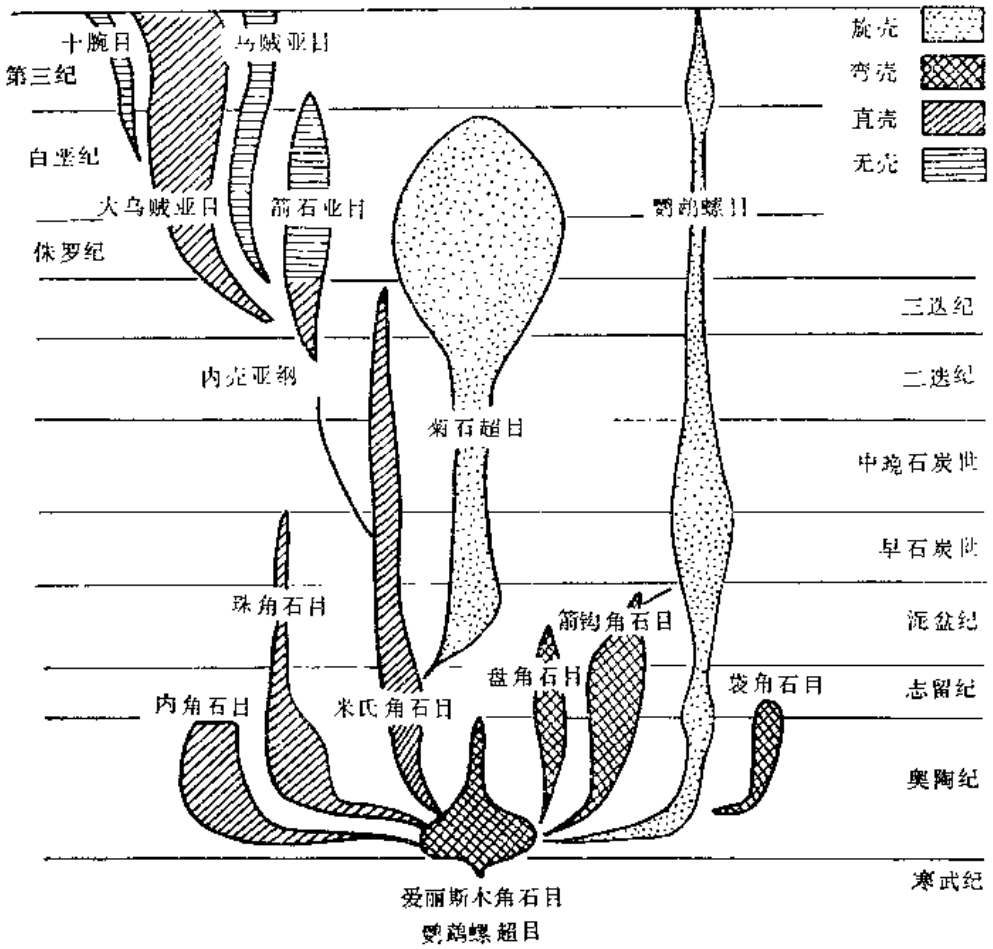


图 14—128 头足纲各主要分支的演化关系及地史分布

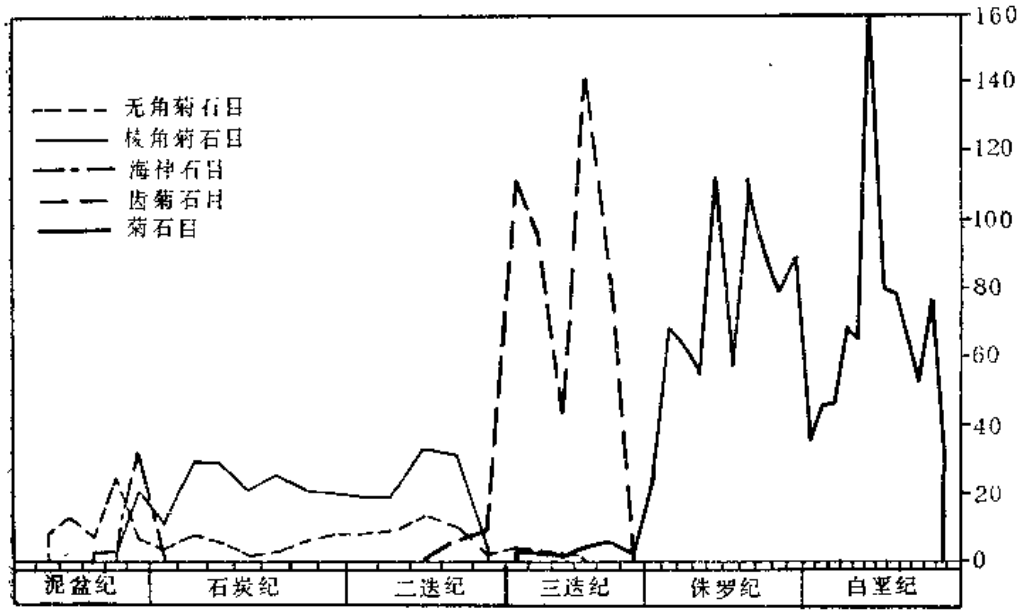


图 14—129 菊石超目五个目在地史上的兴衰交替图

（六）头足纲的地史分布

鹦鹉螺化石最早见于早寒武世，是一些形体小而直的类型。奥陶纪时迅速发展，趋于极盛，到志留、泥盆纪开始衰退。三叠纪末期，直壳鹦鹉螺类绝迹，而卷的亦少，至今只留下一属—鹦鹉螺。

菊石超目最早出现于泥盆纪初期，在中生代趋于极盛。白垩纪末期由于海水中有大量较高级动物出现，而菊石即行绝迹。自泥盆纪至白垩纪末，菊石超目在地史上有四个繁盛期，第一个繁盛期在晚泥盆世，由海神石目和无角菊石目及棱角菊石目的低级代表组成；第二期由晚石炭世至二叠纪末，由棱角菊石目，其次为无角菊石目的高级代表组成；第三期是整个三叠纪，由齿菊石目组成；第四期从早侏罗世至晚白垩世，由菊石目形成。（图14—128）（图14—129）

八、竹节石纲(Tentaculita)

竹节石是一类已经绝灭的海生动物，其动物学上的分类位置至今尚未十分确定，一般认为应属软体动物门。但在软体动物门里的分类位置意见也不一致，有的将其单独建立一纲，即竹节石纲，有的将其作为一个亚纲或超目与软舌螺一起归入锥壳纲(Coniconchia)，也有的主张为头足纲的一个亚纲。竹节石的分类位置虽未确定，但由于演化迅速、数量多、分布广，对志留纪和泥盆纪地层划分，对比及阐述岩相古地理环境等均很重要。

竹节石壳呈细长的圆锥形，辐射对称，横断面为圆形。一般长1—10毫米，最长者可达80毫米。壳的顶端为初房，呈尖锥形、钝锥形或滴珠形。有的顶端还发育有一个细长的顶刺。壳的顶角一般为2°—10°左右，少数达25°。壳壁厚或薄，由钙质薄层组成。壳面大多具有平行于壳口、大小不一、间距不等的各种横环，横环成浑圆、角状或波状，两侧对称或不对称。壳面除横环外，还可有与横环垂直相交的纵肋及较细的横纹和纵纹，也有的壳面光滑。壳的内壁光滑或呈环节形。有的近壳顶部分的壳体内部被横隔壁分成数个房室，内部充以气体。不具体管及口盖（图14—130）。

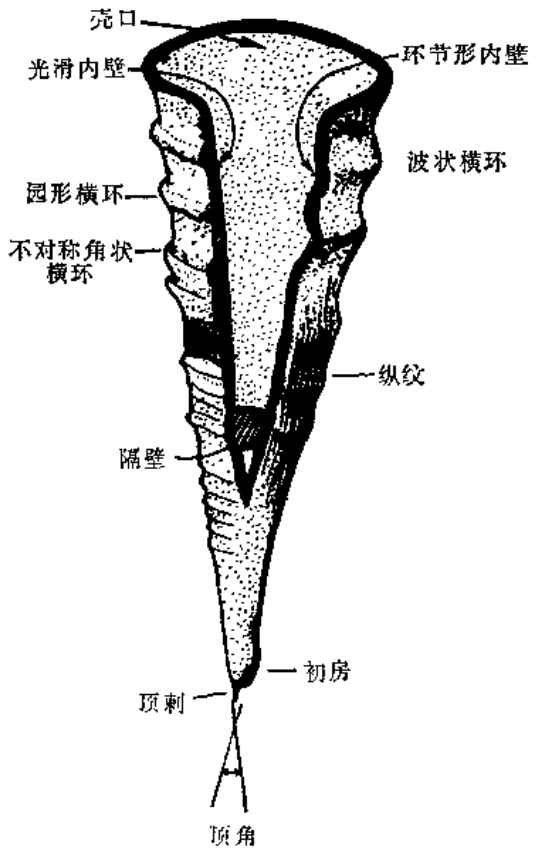


图 14—130 竹节石构造示意图

竹节石的分类主要根据其初房形态、壳面纹饰和壳壁构造等特点。我国现分为三个目，各目特征比较如下表：

竹节石目 (Tentaculida)

Tentaculites Schlotheim, 1820（竹节石）壳直或稍弯曲，横断面圆。由内外二壳层组成，外厚内薄，壳内部尖端具横隔壁。壳面具横环及纵纹或横纹（图14—131）。志留纪至泥盆纪。

特征 / 目名	初房形状	壳面纹饰	壳壁构造	时代
竹节石目 Tentaculitida	尖锥状	横环发育	壁厚，壳内壁光滑或呈环节形	O—D
塔节石目 Nowakida	球形或滴珠形	横环纵肋	壳壁厚—薄，壳内壁光滑或呈环节形	D
光壳节石目 Styliolinida	锥形，滴珠形	光滑或具纵肋	壳壁薄，壳内壁光滑	S—D

图 14—131 *Tentaculites* 放大，S—D

图 14—132 *Nowakia* 放大，D

图 14—133 *Styliolina* 放大，S—D

塔节石目 (Nowakida)

Nowakia Gurich, 1896（塔节石）壳直，锥形或亚桶形，中等大小，壳表有强劲的横环和纵肋，环节锋锐；同时壳内有相应的波状横环，初房呈滴珠状，与壳体分界清楚（图14—132)。泥盆纪。

光壳节石目 (Styliolinida)

Styliolina Karpinsky, 1884（光壳节石）壳大小可从1毫米至几十毫米，壳表光滑或有生长线，壳内面光滑。初房钝锥到滴珠状（图14—133)。志留纪至泥盆纪。

竹节石营海相飘浮生活方式，数量多，分布广，亚洲、欧洲、北美、非洲及大洋洲均有产出，化石常与介形类、苔藓虫、菊石类等共生。在泥岩、泥灰岩、灰岩和硅质岩中最多，有时成为重要的造岩组分。

竹节石类始见于奥陶纪，志留纪增多，泥盆纪最盛，到泥盆纪末即灭绝。奥陶纪时仅有少量的竹节石目代表，到志留纪时，以个体大，壳壁厚不能飘浮的竹节石为特征。至泥盆纪时薄壳型的塔节石类即迅速发展，十分繁盛。早泥盆世的塔节石类多为个体较大，壳饰上发育有数量较多的横环和密集的纵肋。中泥盆世时，塔节石类个体变小，壳饰上环、肋数亦渐次减少，构成明显的方格状，在环、肋交汇处还常形成醒目的瘤状突起。到中泥盆世晚期，塔节石个体又显著增大，横环和纵肋数量也明显增多，而且排列十分均匀。塔节石类到晚泥盆世时便迅速灭绝。竹节石化石在我国南方分布十分广泛，仅泥盆系已建立

了十三个竹节石化石带，对划分和对比泥盆纪的地层起着重要的作用。

九、软 舌 螺 纲(Hyolitha)

软舌螺是分布震旦纪末寒武纪初至二叠纪的一类锥壳状化石并已绝灭。其动物学分类位置同竹节石一样，尚不十分确定，通常认为应属软体动物门，作为单独一纲，称软舌螺纲。有的将其归入翼足类，也有的把软舌螺与竹节石合并，或与锥石合并。软舌螺纲化石对下寒武统及寒武系与震旦系的过渡地层的划分和对比起着重要的作用。

软舌螺壳微弯，两侧对称，呈塔状、圆锥状或纺锤状。长1毫米至5厘米。横断面为圆形、椭圆形、透镜形、三角形、梯、五角形等。壳的顶端为初房，呈球形、圆锥形或滴珠形。初房之后的始部壳内有些具隔壁，划分出许多小的气室。壳的最前端为一大的住室。但整个壳内无隔壁孔及体管。壳的顶角为1—40度左右。壳壁由磷酸钙质的平行层组成。壳面大多具生长线，有些有纵向及横向的肋、脊、沟，也有些是光滑的，壳内壁光滑或有微弱的纹饰。(图14—134) 壳口处常具突出舌状唇，属于背面，相对应的则为腹面。壳口具口盖，形状与壳口完全一致，盖顶偏离中心，位于腹缘或背缘，口盖表面的纹饰为圆心状的生长线，有些还有放射状的脊、线，口盖内面有成对或单个两侧对称的肌肉印痕。在少数情况下，在口缘与口盖之间还保存有一对针形弯曲的附肢，它的横断面为椭圆形。(图14—135)

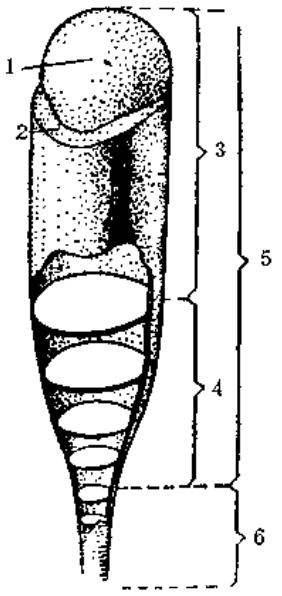


图 14—134 软舌螺构造图

1—口盖；2—口缘；3—住室；4—气室隔壁；5—成年期；6—幼年期

软舌螺与竹节石颇相似，但竹节石为辐射对称，软舌螺是两侧对称容易区别；另外竹节石具明显的横环壳面纹饰，无口盖，也与软舌螺不同。

软舌螺纲的分类争议尚多。我国目前常用的分法是根据初房的形状、壳对称程度、内部构造及口盖的特征分为二个目。(列表如下)

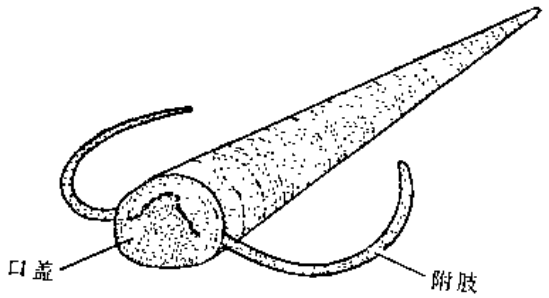


图 14—135 软舌螺口部的附肢

特征 / 目名	初房形状	壳对称程度	内部构造	口盖特征	时代分布
直管螺目 Orthothecida	球形 圆锥形 圆柱形	两侧对称	大多数有横隔壁	低锥形 内面具左右对称的肌痕	€—D
小软舌螺目 Hyolithellida	圆锥形	近辐射对称	无隔壁	圆锥形 或口盖中心具星状凹陷	€—C

直管螺目 (Orthothecida)

Orthotheca Novak, 1886（直管螺）壳两侧对称，初房圆锥形，横断面呈圆三角形、肾形、心脏形，壳口直平，壳表具生长线（图14—136）。寒武纪至泥盆纪

Hyolithes Eichwald, 1840（软舌螺）壳宽锥形，微弯，个体较大，可达几十毫米，两侧对称，壳口明显的向腹面突起。背部凸圆；腹部平缓拱起，背腹是以纵向的沟（脊）过渡。壳表饰以生长线。横切面为椭圆形、透镜形或近五边形（图14—137）。奥陶纪（泥盆纪？）（国内尚未真正发现本属）

Hyolithellus Billings, 1872（小软舌螺）壳近辐射对称，顶端尖。横断面为圆形、椭圆形或圆三角形，壳表光滑或具横纹。口盖圆锥形，有同心状纹饰，有些口盖中间呈星状凹陷（图14—138）。寒武纪。

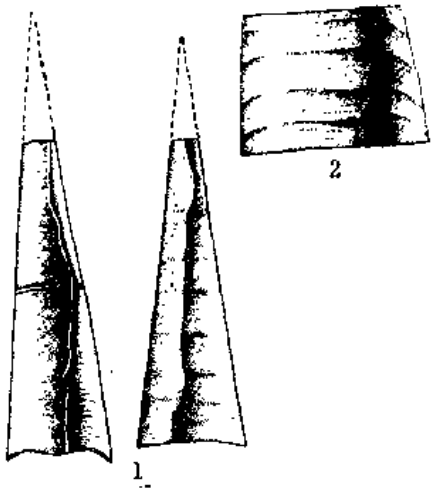


图 14—136 *Orthotheca intermedia* Novak

左、中×2；右图×4，D

图 14—137 *Hyolithes micans* Billins

×1，O

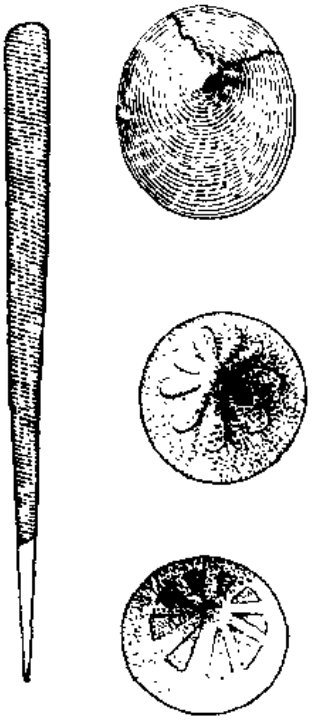


图 14—138 *Hyolithellus acutus* Eichwald

×3，∈左壳形；右口盖（最下面是口盖内面）

软舌螺全为海生，营底栖固着生活。化石常与古杯、三叶虫、腕足类等共生，它是独特的古生代化石类群。在早古生代达到繁盛，尤其在寒武纪数量多，分布广，是下寒武统的重要分带化石，到晚古生代时逐渐衰退，在晚二叠世则全部灭绝。我国西南地区软舌螺化石非常丰富，是划分寒武系下界的最重要的化石类群之一。

第十五章　节肢动物门(Arthropoda)

一、概述及分纲

节肢动物是由环节动物发展来的一个比较高级的无脊椎动物类别，如现代生存的虾、蜘蛛、蜻蜓等，也是最庞大的一个动物门类，无论种类和数量都占统治地位。

节肢动物由于辐射适应而得到广阔的发展，既可在水中生活，又可在干燥的陆地和空中生活。身体多呈左右对称，分节，具三胚层及真体腔，体节进一步分化，主要器官向前集中。整个身躯又分为头、胸、腹三部，或头胸部和腹部，各部包括若干体节，每个体节具一对分节的附肢，因而得名，附肢着生于腹面两侧，头部的附肢又可进一步分化成触角，上、下颚或螯肢，司捕食、咀嚼、感觉等功能，一般的附肢，即头后部和胸部、尾部的附肢形态比较类似，供步行、游泳、跳跃之用，有的还起呼吸作用。身体被以几丁质甲壳，支持软体，附着肌肉，御敌和保持体内水分，因而才有可能进入空中和干燥的陆地上生活，有时在几丁质中还加入碳酸钙和磷酸钙，使甲壳更坚固。甲壳虽然是节肢动物比环节动物进化的一个重要方面，可是它又限制虫体的增长、发育，因此只有借助于周期性的蜕壳进行生长。

本门动物神经系统比较发达。在感觉器官中值得注意的是绝大多数节肢动物都具有眼，有的虫体表皮还具感觉毛。由于生活方式的多种多样，呼吸器官也非常不同，有的用鳃，有的用气管，有的用肺呼吸，也有的身体表皮具有呼吸能力。其生殖方式系雌雄异体，卵生。

现代节肢动物的分类主要根据呼吸器官的性质及位置、身体分节的特点、附肢的数目及构造；而古生物学中则更侧重于后两者。曼透（S. M. Mantou，1969）将节肢动物门分为九个超纲：

1．三叶形超纲（Trilobitomorpha）寒武纪至二叠纪。

三叶虫形纲（Trilobitoidea）种 *Merrella*（小马尔虫）。寒武纪至泥盆纪。

三叶虫纲（Trilobita）如 *Triarthus*（三分节虫）(图15—1,1)。寒武纪至二叠纪。

2．有螯肢超纲（Chelicerata）。寒武纪至现代。

肢口纲（Merostomata）。寒武纪至现代。

蛛形纲（Arachnida）志留纪至现代。

关于这两纲特征及化石简介在此叙述，其他各超纲以后详述。

肢口纲（Merostomata）本纲均为海产，用鳃呼吸，身体分头胸部，后半为腹部，具坚固的几丁质背甲，腹面具六对附肢。本纲开始出现于寒武纪，志留纪及泥盆纪时趋于繁盛，自中生代起开始衰亡，至今仅存留 *Limulus*（鲎）一属（图15—1,2）。化石代表如：板足鲎（*Eurypterus*），其主要特征是身体狭长，背面头胸部愈合，近方形，两侧生有一对大而呈肾形的眼，腹部分12节，最后为刺状剑尾。具 6 对附肢，第六对最大(图15—2)。

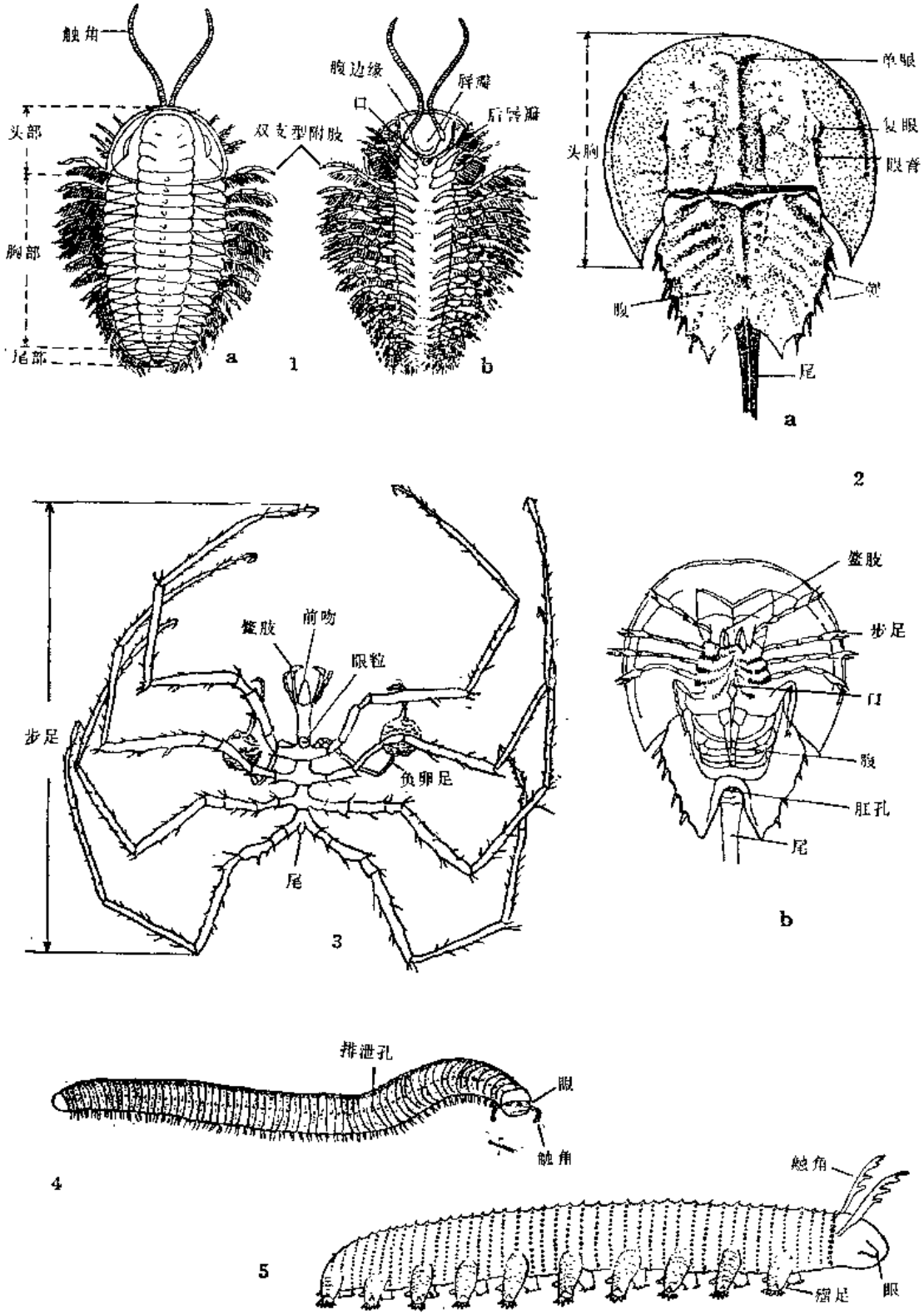


图 15—1 节肢动物各超纲代表

1—三叶虫形超纲：*Triarthus beck*i Green, O_3，a—背视，b—腹视，复原图；2—有螯肢超纲：*Limulus polyphemus* Linn；a—背视，b—腹视；3—坚角蛛超纲：*Nymphon rubrum*，背视图；4—多足超纲：*Julus terrestris*；5—有爪超纲：*Aysheaia pedunculata* Walcott，复原图，×2.5

（注：图中螯肢系鳌肢之误）

本属兴盛时期是志留纪。而板足鲎类（Eurypterid）生存于奥陶纪至二叠纪。

蛛形纲（Arachnida）志留纪至现代。

本纲种类繁多，结构比较复杂，如现代的蜘蛛、蝎子均属于本纲。化石代表：*Paleophonus*（古蝎）(图15—3）头胸部由六节愈合而成，背面复以几丁质的头胸甲，中央生一对单眼，前侧方还有许多单眼。前腹由六个体节组成，每节背腹两侧各由一片几丁质甲壳所覆盖，后腹由六个细长的体节组成，每节由一环形的几丁质甲壳所包裹，最后一节为尾刺，称为剑尾。头胸部生六对附肢，第一对为螯肢，第二对为角须，其余为步足。

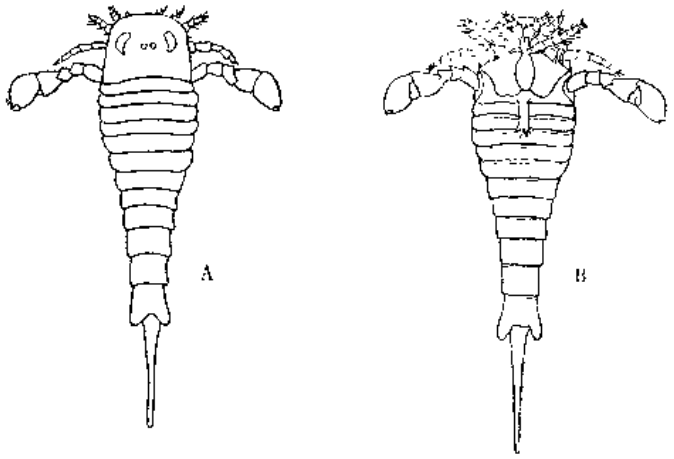


图 15—2 *Eurypterus*
A—背视，B—腹视，×1/6

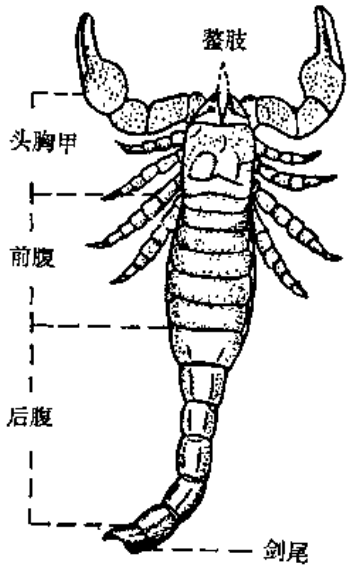


图 15—3 *Paleophonus caledonicus*
×2，S，苏格兰

3．坚角蛛超纲（Pycnogonida）如 *Nymphon*（梨门凤虫）(图 15—1,3)。泥盆纪至现代。

4．甲壳超纲（Crustacea）。寒武纪至现代。

鳃足纲（Branchiopoda）其中包括地层意义较大的介甲目 Conchostraca 如 *Eosestheria*（东方叶肢介）(图15—22,5)。泥盆纪至现代。

头虾纲（Cephalocarida）如 *Hutchinsonella*（小胡契尚虫）。现代。

介形虫纲（Ostracoda）和 *Cypridea*（女星介）(图15—46)。寒武纪至现代。

桡足纲（Copepoda）如 *Calanus*（哲镖水蚤）。新第三纪至现代。

蔓足纲（Cirripedia）如 *Balanus*（藤壶）。奥陶纪至现代。

软甲纲（Malacostraca）如 *Nebalia*（叶虾）。二叠纪至现代。

须虾纲（Mystacocarida）。现代。

直蟹纲（Euthycarcinoidea）。三叠纪。

鳍尾纲（Branchiura）如 *Argulus*（鱼虱属）。现代。

5．多足超纲（Myriapoda）如 *Julus*（马陆）(图15—1,4)。晚志留世至现代。

6．六足超纲（Hexapoda）其中包括很重要的昆虫纲（Insecta）如 *Ephemeropsis*（拟蜉蝣）(图15—56)。晚寒武世至现代。

7．有爪超纲（Onchophora）如 *Aysheaia*（艾舍虫）(图15—1,5)。？前寒武纪，寒武纪至现代。

8．五口超纲（Pentastomida）如 *Cephalobaena*（头步虫）。现代。

9．慢步超纲（Tardigrada）和 *Macrobiotus*。现代。

主要超纲特征见表15—1。

节肢动物门主要超纲对比表 **表 15—1**

特征 / 超纲	躯体特征	附肢构造	呼吸器官	其　它	时　代	代　表　属
三叶形超纲	纵向三分，横向分为头、胸、尾	一对触角和多对双支型附肢	外肢（鳃肢）	海生	ϵ—P	*Triarthus*（图15—1,1）
有鳌肢超纲	分为头胸部（6节）和腹部。	具鳌肢和须足（为双支型附肢）	鳃肢，气管或书肺	生殖管位于第8节（腹部）。陆生和水生	ϵ—Rec.	*Limulus*（图15—1,2）
坚角蛛超纲	特征与上近似，但身体前部收缩成尖吻状，腹部不发育。	具鳌肢，第3对附肢为负卵足，其后为对步足	缺少呼吸系统	生殖孔位于身体前部，海生	D—Rec.	*Nymphon*（图15—1,3）
甲壳超纲	具头胸部和腹部	具2—3对触角，双支型附肢	鳃叶	*Nauplius* 型幼虫，多水生	ϵ—Rec.	*Eosectheria*（图15—22,5）
多足超纲	蠕虫形，头和大量形态相同的体节组成躯干	一对触角，其余为步足	气管	陆生	S_3—Rec.	*Julus*（图15—1,4）
六足超纲	具头、胸、腹，多具翅。	一对触角，三对步足。	腹部1—8节具成对气门	生殖器在腹部末节，具变态成长，陆生。	ϵ_3(P)—Rec.	*Ephemeropsis*（图15—56）
有爪超纲	蠕虫形，头未明显分出，无显著分节，无坚硬外壳。	前端具2对触角，1对作颚，无关节附肢，只有瘤足，足尖具爪。	气管	生殖孔位于肛门前的腹部，陆生和海生	?Pre-ϵ—Rec.	*Aysheaia*（图15—1,5）

以上各类中以三叶虫纲的地层意义最大，次为甲壳超纲中的介形虫纲和介甲目，以及六足超纲中的昆虫纲，本章重点介绍这几类。

二、三叶虫纲（Trilobita）

三叶虫是节肢动物门中已绝灭的一个纲，仅在古生代的海洋中生活，身体扁平，背侧被以坚固的甲壳，腹侧为柔软的腹膜和附肢（图15—1,1）。背甲被两条背沟纵分为一个轴叶和两个肋叶，因而得名。自前而后又横分为头部（头甲），胸部（胸甲）和尾部(尾甲)。

（一）三叶虫的构造

1．背甲构造　三叶虫背甲成分以碳酸钙和磷酸钙为主，质地坚硬，所以成为地史时

期最早大量形成化石的动物门类。背甲主要包裹虫体背侧和腹侧边缘，呈长卵形或椭圆形，略上隆，通常长3—10厘米，小者不及6毫米，大者可达70厘米。

1）头甲（图15—4,1a） 构造复杂，是分类和属种划分的主要依据，多呈半椭圆形，中间有隆起的头鞍和颈环，其余称颊部。颊部中央常具眼和眼叶，在多数三叶虫中通过眼的内侧与眼叶之间有一对狭缝切穿颊面，将头部分为头盖和活动颊，这对狭缝称面线。

头鞍：头鞍是头部中间隆起部分，两侧为背沟所限，其形状多样，有两侧平行的，有向前收缩的，有中部收缩的，也有向前扩大等等。其向上隆起的程度也各异，一般适度上凸，有的凸度极大成球形，有的则低平难于和颊部区分。头鞍有时光滑，有时具成对的沟，为头部分节的痕迹，称头鞍沟或鞍沟，鞍沟数最多不超过4对，可在中部相连，通常自前向后加长、加深。鞍沟把头鞍分成若干鞍叶。在某些类群中头鞍中后部中央有一小瘤

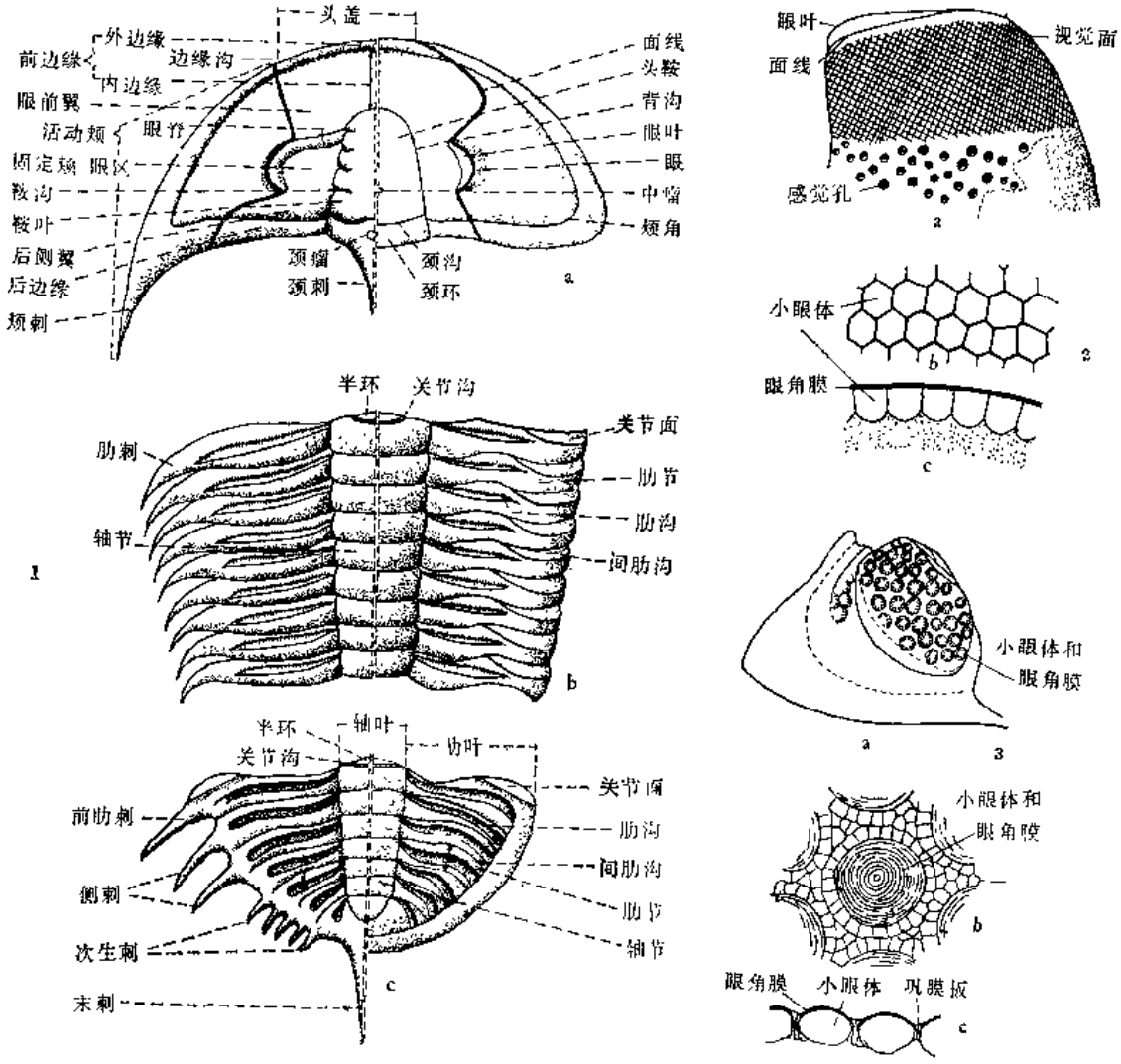


图 15—4 三叶虫背甲构造及眼的类型

1—三叶虫背甲构造模式图：a.头甲；b.胸甲；c.尾甲。2—三叶虫的复眼：a. *Asaphus cornutus* Pander 的复眼，×11；b和c为 *Cyrtometopus clavifrons* (Dalman) 复眼横切面和纵切面图，×40。3—三叶虫的聚合眼：a.*Phacops latifrons* (Bronn) 的右眼，×1.7；b. "*Phacops*"? sp. 部分视觉面放大图，×17；c. *Phacops macropthalmus* Burmeister 聚合眼纵断面图，×18，示小眼体被巩膜板所隔开

称为中瘤。头鞍之后为颈环，其间以颈沟为界，颈环中部可具颈瘤，有时向后延伸成颈刺。

前边缘：是头鞍之前背壳的总称，被边缘沟区分为外边缘和内边缘，其发育程度与头鞍向前延伸的程度成相互消长的关系。

固定颊：三叶虫的颊部如果具面线，面线之间部分统称头盖，两侧则叫活动颊。在面线内侧头盖外缘有一对半圆形隆起部分称为眼叶，对眼起支持作用，其形状、长短、宽窄，以及和头鞍的相对位置十分重要；眼叶前端可具一脊线与头鞍前侧角相连，称为眼脊。面线和头甲轴部（头鞍、颈环等）之间的区域称固定颊。眼叶和头鞍之间，眼脊之后的部分叫固定颊眼区（狭义的固定颊）。一般所指固定颊宽度系眼叶和头鞍之间，即眼区的宽度，是属种鉴定的重要依据之一。眼区之后的部分为后侧翼和后边缘；眼区之前，即眼脊之前的部分叫眼前翼。

活动颊：为面线外侧的颊部。眼则位于其内缘，并可分为两类，即复眼（图15—4,2）和聚合眼（图15—4,3），前者为一个眼角膜覆盖所有的小眼体，为多数三叶虫所具有；后者每个小眼体各自为一个眼角膜覆盖，小眼体之间为巩膜板所隔，仅为镜眼虫类和少数手尾虫类所具有。

头甲侧缘与后缘之间的夹角称颊角，它可向后伸长成颊刺。

面线类型：前面已提到面线是通过眼与眼叶之间切穿颊部的狭缝，我们将眼叶之前的面线称面线前支，其后称面线后支。面线前支可在头鞍之间的背侧或腹侧会合，亦可在前缘会合。面线后支根据伸展方向分为后颊类面线，前颊类面线和角颊类面线（图15—5，a—f）。也有的三叶虫无面线，有的处在头甲边缘，称为边缘面线（图15—5，g—h）。

2）胸甲（图15—4，1b） 由若干形状相似，互相衔接并可活动的胸节组成。关节处可弯曲，因此身体能卷曲。胸甲中间隆起部分称为轴叶，两侧为肋叶。轴叶各轴节之间以半环和关节沟相互衔接，只有身体卷曲时才能见到。肋部各肋节为间肋沟所隔；肋节上具肋沟，肋节末端钝圆，或延长成肋刺，有的在肋节末端的前方有一斜面，称关节面。

3）尾甲（图15—4，1c） 多呈半圆形，由若干体节融合而成，其节数1至30以上不等。仅第一个轴节具半环和关节沟，以此和胸甲衔接。肋沟一般较间肋沟深而宽，有时

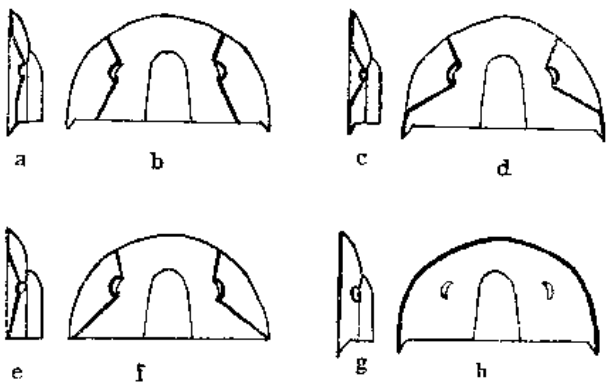


图 15—5 三叶虫面线类型

a、b—后颊类面线的侧视和背视；c、d—前颊类面线的侧视和背视；e、f—角颊类面线的侧视和背视；g、h—边缘式面线的侧视和背视

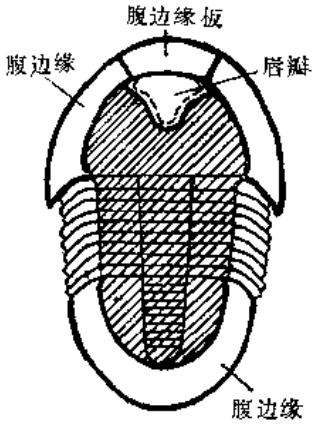


图 15—6 三叶虫的腹面及腹边缘

（斜线表示外壳腹面）

两者都不发育。尾甲可具宽度不等的边缘。有的还具尾刺，根据刺和肋节的关系以及所处位置，又可分为前肋刺、侧刺、末刺和次生刺。

尾甲和头甲大小比例关系是三叶虫分类的另一重要依据。据此，将尾甲分为四种类型：(1) 尾极小的称小尾型；(2)尾甲小于头甲称异尾型；(3)尾甲与头甲大致相等的称等尾型；(4)尾甲大于头甲的称大尾型。

三叶虫背甲四周都弯向腹面，延伸成宽度不等的腹边缘（图15—6）。

三叶虫壳面多光滑，有的具大小不同的瘤点，有的还具线纹状构造。

2．腹面构造（图 15—1b）（图15—6）三叶虫腹面为附肢以及腹膜覆盖。口位于头部腹面中央，其上覆盖卵形唇瓣（图15—7），其后为后唇瓣，唇瓣之前为腹边缘板。

三叶虫附肢数和体节数相同。头部具 5 对附肢，前一对为单支多节的触角，有触觉和嗅觉的功能，其余 4 对和胸部、尾部的附肢皆为双支型（图15—8）。即包括内肢和外肢，内肢为主支，分七节，末端具爪，为爬行和挖掘的步脚；外肢也叫鳃肢，具板叶状的鳃叶，司呼吸和游泳。

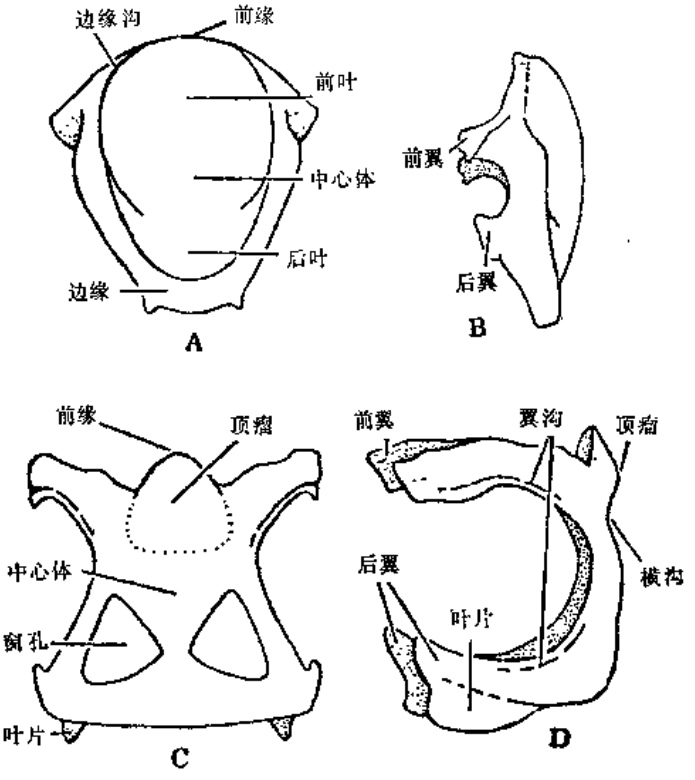


图 15—7 三叶虫的唇瓣，非球接子类三叶虫*Ceraurinella typa* Va. 唇瓣的腹视（A）和侧视（B）。球接子类三叶虫*Peronopsis interstricta*(White)唇瓣的腹视(C)和侧视(D)。

一般认为头鞍之下为胃的位置。口之后有管状肠道直通尾部（图15—9）。三叶虫的肌肉系统比较发达，其附着的痕迹也多集中在轴部。

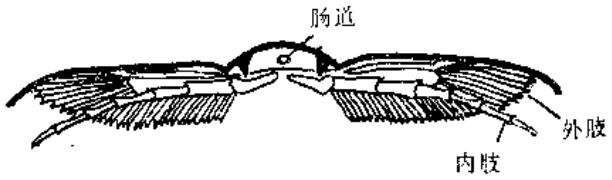


图 15—8 三叶虫胸节横切面示双支型附肢

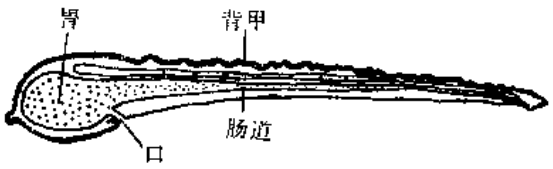


图 15—9 三叶虫纵切面（通过轴线）

（二）三叶虫的个体发育

三叶虫为雌雄异体，卵生，个体发育过程中经过周期性的多次蜕壳，每次蜕壳时，沿面线或其它线缝裂开，虫体从中爬出并迅速增大，直到分泌新的外壳。不同阶段脱落的壳体是研究个体发育的基本材料，这种研究对于了解三叶虫一些器官的发育和成长，探索三

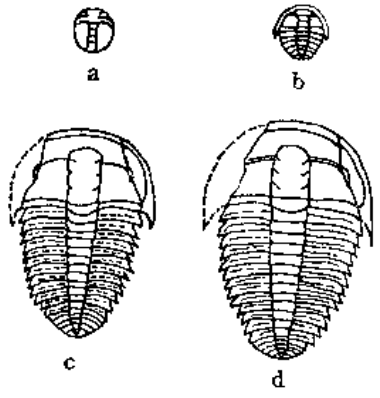


图 15—10 *Yuehsienszella szechuanensis* (Sun) 的个体发育

a—婴稚期；b—幼年0期（头、尾可分出，但胸节数为0）；c—幼年12期（胸节数为12）；d—成年期（胸节数达13）

叶虫的演化，以及解决分类问题都具有重要意义。

三叶虫由卵孵化后，从具硬壳的幼虫发育到成虫，可以分为三期（婴稚期、幼年期、成年期）和若干亚期（图15—10）。婴稚期的虫体作次圆形或次球形，凸度明显或极凸，头尾的划分不明显，无胸节，其直径为0.24—1.3毫米，虫体不超过5节，根据节数分成若干亚期。幼年期从头尾开始明显分离至胸节数仅比成虫少一节为止；根据胸节数又可成若干亚期。当胸节数不再增加时，即可认为进入成年期，这时的个体才是成虫。成年期胸节数虽不再增多，但虫体仍需通过蜕壳增长。

（三）分类及化石代表

由于这类动物早已绝灭，其内部构造和腹部、附肢的化石资料又非常稀少，属种个体发育的研究也不多，以及其它一些原因，所以各家分类分歧甚大，如有的根据面线类型分为隐颊目（Hypoparia），后颊目（Opisthoparia），前颊目（Proparia）(Beecher, 1897)；有的根据胸节的多少分为少节目（Miomera）和多节目（Polymera）（Jaekel, 1909）。而目前趋向于利用综合特点进行分类，即考虑三叶虫的主要形态特征，如头甲轴部构造、面线类型、胸甲和尾甲体节的特点等，个体发育，系统演化，以及地质地理分布等。H. J. Harrington（哈

三叶虫各“目”特征对比表　　表 15—2

目名 \ 特征	特征				化石代表	分布时代
	头鞍、前边缘、眼叶	面线类型	胸部和尾部	其它		
球接子目	头鞍亚柱形或锥形，多数无眼	无面线，少数前颊类	等尾型，胸部2—3节	小型三叶虫	*Ptychagnostus*	ϵ_1—O_3
莱德利基虫目	眼叶大，新月形	后颊类或面线融合	小尾型，胸节多		*Redlichia*	ϵ_{1-2}
耸棒头虫目	头鞍长，无内边缘，眼叶狭长	后颊类	大尾型，尾甲常具刺，胸5—11节（个别2节）		*Dorypyge*	ϵ_{1-3}
褶颊虫目	头鞍多向前收缩，内边缘多发育。	多后颊类	胸节多于3节		*Shantungaspis*	ϵ_1—P_2
镜眼虫目	内边缘不发育，聚合眼	多为前颊类和角颊类	胸节8—19节，尾部大或中等		*Phacops*	O_1—D_3
裂肋虫目	头鞍宽，前边缘不发育，鞍沟伸长成纵沟。	后颊类	尾大，肋平，具3对叶状肋节，或肋节成刺状。	个体中等到极大，壳面具瘤点	*Metopolichas*	O_1—D_3
齿肋虫目	头鞍后部最宽，颈环可向颊部延伸、融合，眼叶靠中部，眼脊向前延伸	后颊类	胸8—10节，肋节末端具一长刺和一短刺	壳面多具瘤刺	*Leonaspis*	ϵ_2—D_3

林顿）1959年将三叶虫纲分为七个目（表15—2）可作为一般分类的基础。

三叶虫的构造复杂，但分属的主要根据是：（1）头鞍形状、大小、凸度；（2）鞍沟数量、深浅、伸展方向；（3）内、外边缘发育程度；（4）眼叶大小、形态和位置；（5）固定颊宽度；（6）尾甲分节数目及各种沟的深浅；（7）尾边缘和尾刺特征等。

1．球接子目（Agnostida）分为两个亚目。

1）球接子亚目（Agnostina）头部无眼及面线，唇瓣格架状，凸度大（图15—7c、d），胸部2节，肋刺尖端指向前方（图15—11,1）。早寒武世至晚奥陶世。

Ptychagnostus Jaekel, 1909（褶纹球接子）头鞍前叶亚三角形，基底叶被一对浅沟横穿。尾轴末叶三角形，未达后边缘，中部具大的中瘤，尾缘无刺。壳面具沟或小瘤点（图15—11,2）。世界各地，中寒武世。

Pseudagnostus Jaekel, 1909（假球接子）头甲具中沟，尾轴前部背沟清楚，后部向

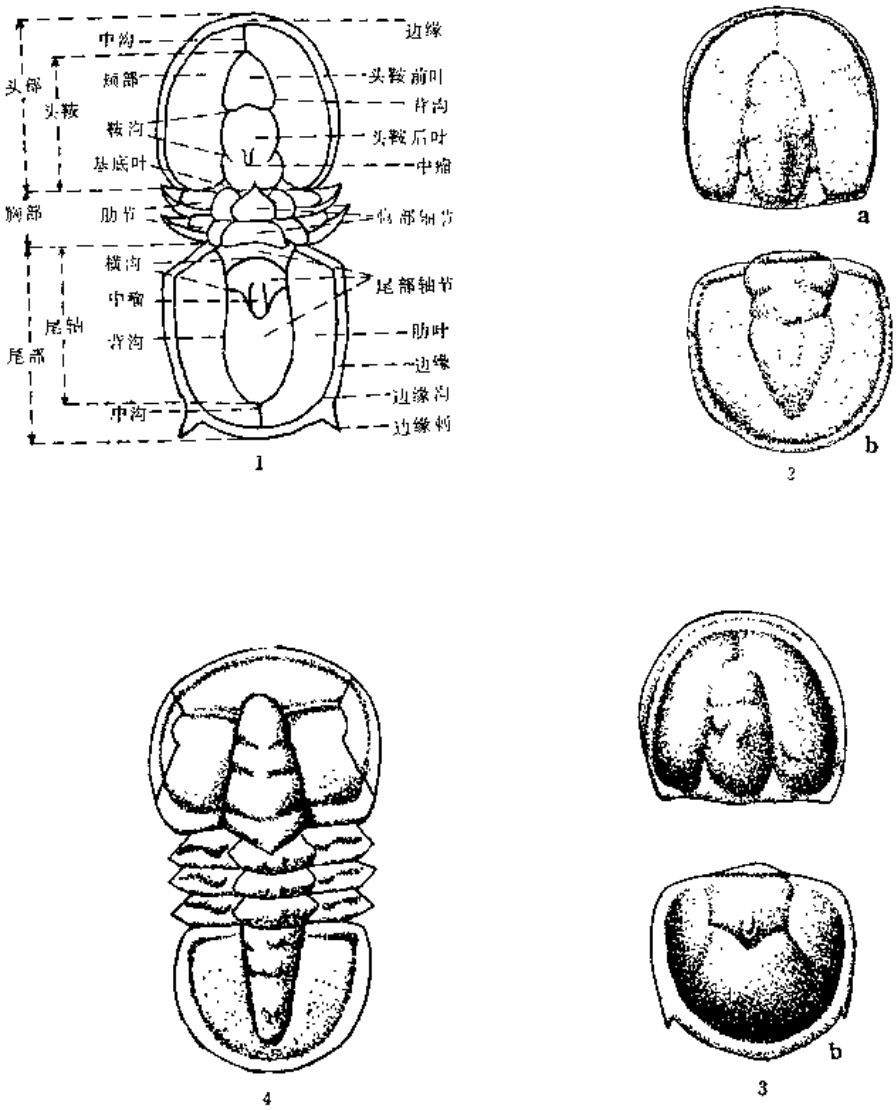


图 15—11　球接子类三叶虫的基本构造及代表属种

1—球接子类三叶虫的背甲构造图；2—*Ptychagnostus punctosus* (Angelin)，头甲（a）和尾甲（b），×5.4；3—*Pseudagnostus cyclopyge* (Tullberg)，头甲（a）和尾甲（b），×6.4；4—*Hupeidisus orientalis* (Chang)，背甲，×5

后扩张，并逐渐减弱，形成一个假叶节（图15—11,3）世界各地，晚寒武世。

2）古盘虫亚目（Eodiscina）头鞍略向前收缩，内边缘下凹，颊部高凸，无面线或具前颊类面线，边缘可具瘤点或放射状痕纹。胸部2—3节。尾轴长而显著，边缘窄，少数具刺。早至中寒武世。

Hupeidiscus Chang, 1974（湖北盘虫）头鞍锥形，具两条横越头鞍的鞍沟，颈部具瘤或刺，前边缘沟宽，外边缘窄而上凸。眼脊清楚，尾轴上有3个瘤状凸起，肋部光滑，壳面具极细小的斑点凸起（图15—11,4）。湖北，早寒武世早期。

2．莱德利基虫目（Redlichiida）包括两个亚目。

1）小油栉虫亚目（Olenellina）为莱德利基虫目中面线融合不显者。早寒武世。

Olenellus Billings, 1861（小油栉虫）头鞍长柱形，前端浑圆，第二对鞍沟与背沟不相连、眼长，伸达颈沟附近（图15—12,1）。北美、苏格兰、格陵兰，早寒武世。

2）莱德利基虫亚目（Redlichiina）为莱德利基虫目中具后颊类面线者。早至中寒武世。

Redlichia Cossman, 1902（莱德利基虫）头鞍长、锥形，具2—3对鞍沟；眼叶长，新月形，靠近头鞍，内边缘极窄。面线前支与中轴线成45°—90°夹角。尾板极小（图15—12,2）。亚洲、大洋洲、北非洲，早寒武世。

Palaeolenus Mansuy, 1912（古油栉虫）头鞍长方形，或向前略扩大，具4对鞍沟。固定颊宽，眼叶与眼脊相连，甚长，后端靠近后边缘沟。内边缘清楚（图15—12,3）。西班牙和我国，早寒武世中期。

3．耸棒头虫目（Corynexochida）

Dorypyge Dames, 1883（叉尾虫）头鞍大，强烈上凸呈卵形或两侧平行，前侧具一

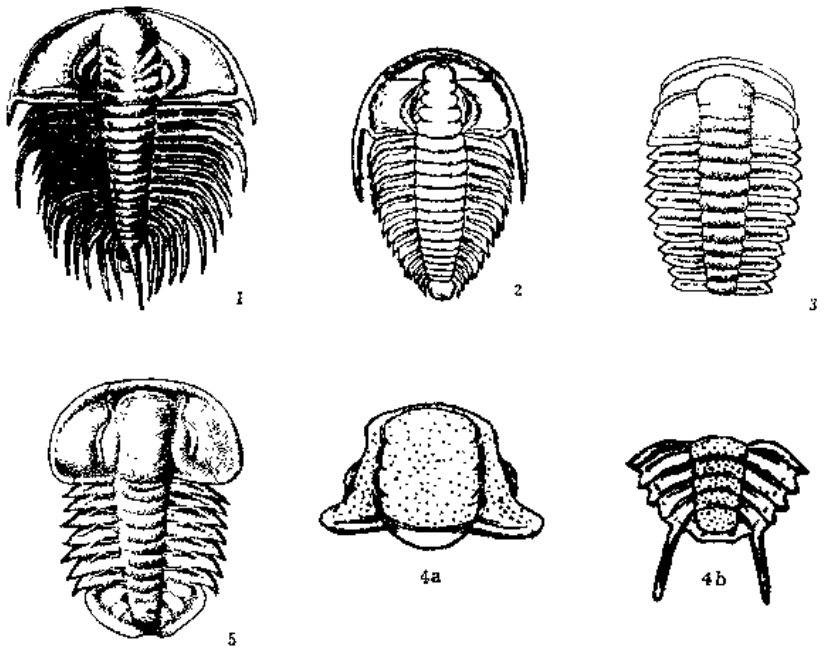


图 15—12　莱德利基虫目和耸棒头虫目代表属种

1—*Olenellus thompsoni* (Hall)，背甲，×0.4；2—*Redlichia chinensis* Walcott，背甲，×0.5。3—*Palaeolenus douvilei* Mansuy，头盖和胸节，×4；4—*Dorypyge richthofeni* Dames，a.头盖，×3.5；b.尾甲，×1.8；5—*Amphoton deois* (Walcott)，背甲，×2

对前坑。外边缘极窄，具颈刺，固定颊窄。尾轴高凸，两侧近平行，后端圆滑，肋部肋沟显著，间肋沟微弱。边缘不甚清楚，有 6 对尾刺，其中第 5 对最长，第 6 对最短。壳面具小瘤点（图15—12,4)。亚洲、欧洲、大洋洲，中寒武世。

Amphoton Lordnz, 1906（双耳虫）头鞍光滑，中部略收缩，无内边缘。眼叶长，双括弧形，靠近头鞍。尾甲分节显著，边缘宽（图15—12,5)。东亚，中寒武世。

4．褶颊虫目（Ptychopariida）共分为 5 个亚目（表15—3)。

褶颊虫目各“亚目”主要特征对比表 **表 15—3**

特征 / 亚目	头甲特征	面线类型	胸甲	尾甲	化石代表	分布时代
褶颊虫亚目	头鞍后部收缩，鞍沟彼此平行，内边缘多发育	后颊类为主	较大	小尾型	*Shantungaspis*	ϵ_1—O_3
栉虫亚目	壳面平滑，各种沟都微弱，头鞍多具中瘤	后颊类	6—9节	异尾型	*Asaphellus*	ϵ_2^2—O_3
斜视虫亚目	与上近似，但无中瘤	后颊类	6—10节	异尾型和等尾型	*Illaenus*	O—P_2
镰虫亚目	头鞍向前收缩，后部具一对侧叶，颊部多具叶状体，饰边和眼脊多发育，常具眼叶或眼粒，眼脊发育	边缘式面线，或面线前后支极接近	12节或更多	尾短，次三角形	*Aristoharpes*	ϵ_3—D_3
三瘤虫亚目	与上近似，但头鞍棒状，可具中眼粒，外边缘狭无眼叶	边缘式面线，或后颊类面线	5—7节	尾半圆形，次三角形。	*Nankinolithus*	O_2—S_2

1）褶颊虫亚目（Pthchopariina）

Shantungaspis Chang, 1957（山东盾壳虫）头盖横宽，头鞍向前略收缩，具 3 对鞍沟；具颈刺；内边缘宽，边缘沟深、宽；外边缘窄而凸，中部宽，向两侧变狭。眼叶中等大小，以平伸的眼脊与头鞍前侧相连，因而眼前翼和内边缘宽度一致（图 15—13,1)。华北及东北南部，中寒武世早期。

Sunaspis Lu, 1953（孙氏盾壳虫）头尾大小相似，壳表面光滑。头鞍略作长方形，不大显出。眼叶中等大小，具眼脊。前边缘略凹下，内、外边缘分界不清。固定颊宽度约为头鞍宽的1/2。尾部分节不明显，中轴每节具一对不明显的小瘤；边缘不显（图15—13,2)。华北，中寒武统。

Kochaspis Resser, 1935（柯赫虫）头鞍宽大，向前收缩，具两对以上的鞍沟。内、外边缘宽度相等。固定颊为头鞍宽度的 2/3；眼叶小，眼脊清晰。尾部近方形，具一对极大的侧刺，尾轴凸起，成锥形，具 5 节以上的轴节。壳面多具突起小点（图15—13.3)。中寒武世早期，华北。

Kaotaia Lu, 1962（高台虫）头鞍向前略收缩，前端平直，具 3 对鞍沟。内边缘宽，强烈上凸（图15—13,4)。我国南方，中寒武世早期。

Bailiella Matthew, 1885（毕雷氏虫）头鞍锥形，前端浑圆，内边缘宽；无眼，但有

时可见微弱的眼脊。固定颊极宽，活动颊极窄。尾小，横宽，分节清楚，尾缘显著（图15—13,5）。亚洲、欧洲、北美洲、北非，中寒武世。

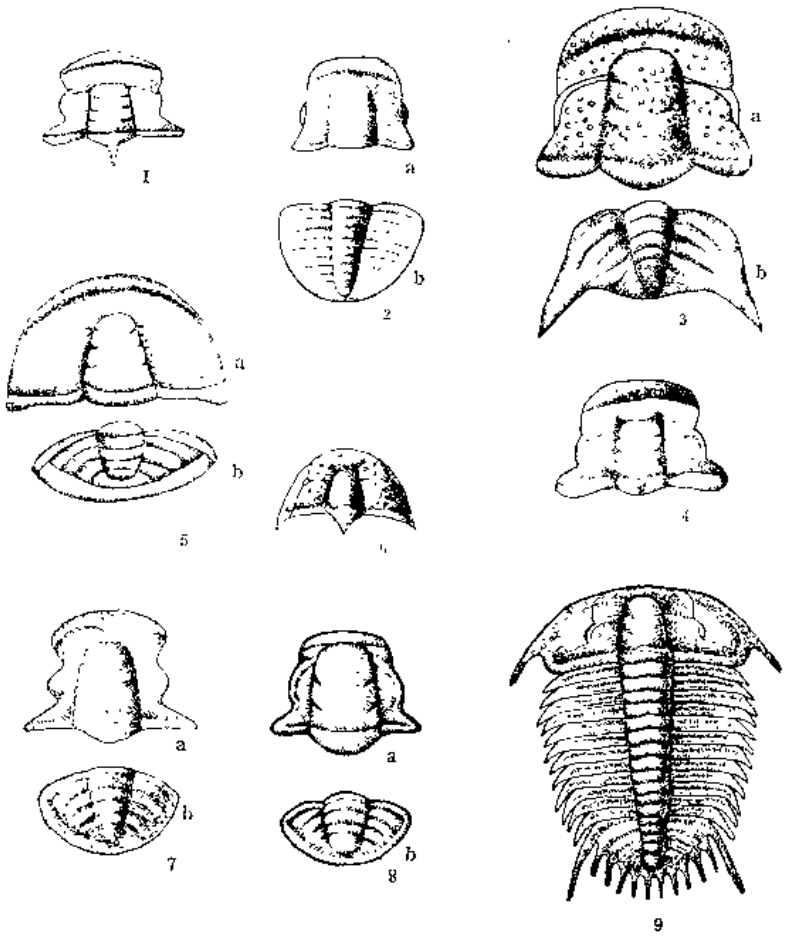


图 15—13 褶颊虫亚目的中寒武世三叶虫代表属种

1—*Shantungaspis aclis*(Walcott)，头盖，×2；2—*Sunaspis laevis* Lu a.头盖和b.尾甲，×2；3—*Kochaspis hsuchuangensis* Lu，a.头盖，b.尾甲，×2.5；4—*Kaotaia magnum*(Lu)，a.头盖，b.尾甲，均×2；5—*Bailiella lantenoisi* (Mansuy)，a.头盖，b.尾甲，×1.5；6—*Cyclolorenzella tuma* Yang，头盖，×7；7—*Anomocarella chinensis* Chang，a.头盖，b.尾甲，均×2.6；8a—*Lisania bura* (Walcott)，头盖，×7；8b—*L. alata* (Walcott)，尾甲，×5.5；9—*Damesella paronai* (Airagh)，背甲，×0.7

Cyclolorensella Kobayashi, 1960（圆劳伦斯虫）小型三叶虫。头鞍切锥形，常具颈刺，背沟宽而深，头鞍前侧伸出一对斜沟，其间前边缘肿瘤状凸起。眼叶小。固定颊宽。除头鞍外整个头部构成环状凸起（图15—13,6）。东亚，中寒武世晚期至晚寒武世早期。

Anomocarella Walcott, 1905（小无肩虫）头鞍两侧平行或向前略收缩，鞍沟不显，眼叶中等大小，相对位置在头鞍的中部，眼脊微弱，外边缘等于或宽于内边缘，有时外边缘中部向后尖曲；尾部半圆形，中轴及肋部分节清楚（图15—13,7）。中寒武世。

Lisania Walcott. 1911（李三虫）头鞍长，向前略收缩，直达前边缘沟，鞍沟不显。眼叶中等大小，眼脊清楚，固定颊窄。尾轴粗壮，边缘窄而清楚（图15—13,8）。东亚，中寒武世。

Damesella Walcott, 1905（德氏虫）头甲横宽，头鞍长，向前收缩，鞍沟短。无内

边缘，外边缘宽，略上凸；眼叶中等大小，固定颊宽。尾轴逐渐向后收缩，末端浑圆，肋沟较间肋沟宽而深，边缘窄不显著，具长短不同的尾刺6—7对。壳面具瘤点（图15—13,9）。东亚，中寒武世晚期。

Blackwelderia Walcott, 1906（蝴蝶虫）头盖横宽，头鞍急速向前收缩，呈截锥形。最后一对鞍沟长，向后急斜，具深凹的内边缘和翘起的外边缘。眼叶中等大小，较凸出。尾轴长，锥形，末端突然收尖。边缘较明显，一般具七对尾刺（图15—14,3）。东亚，晚寒武世早期（偶见于中寒武世晚期）。

Drepanura Bergeron, 1899（蝙蝠虫）头盖梯形，头鞍后部宽大，前部较窄，前端截切，前边缘极窄。眼叶小，位于头鞍相对位置的前部，并十分靠近头鞍，后侧翼成宽大的三角形。尾轴窄而短，末端变尖，尾部具一对强大的前肋刺，其间为锯齿状的次生刺（图15—14,4）。东亚，晚寒武世早期。

Olenus Dalman, 1827（油栉虫）头鞍柱形或略向前收缩，前端较平，具2—3对后斜的鞍沟。内边缘和固定颊颇宽。眼叶中等大小，位于头鞍相对位置前部，眼脊发育。面线前支向前略收缩。尾小，边缘窄，常具极小的侧刺（图15—14,1）。世界各地，晚寒武世。

Chuangia Walcott. 1911（庄氏虫）头鞍长，两侧平行或略向前收缩，内边缘极窄或无，外边缘凸起成脊状，眼叶中等大小，固定颊宽。尾甲横宽，轴窄而凸，肋部分节不显（图5—14,2）。东亚，晚寒武世晚期。

Ptychaspis Hall, 1863（褶盾虫）头鞍两侧平行或中部略收缩，具三条横穿头鞍的鞍沟，头鞍前叶较大，作球形，凸出。眼位于头鞍相对位置的前部。前边缘极窄，强烈向下

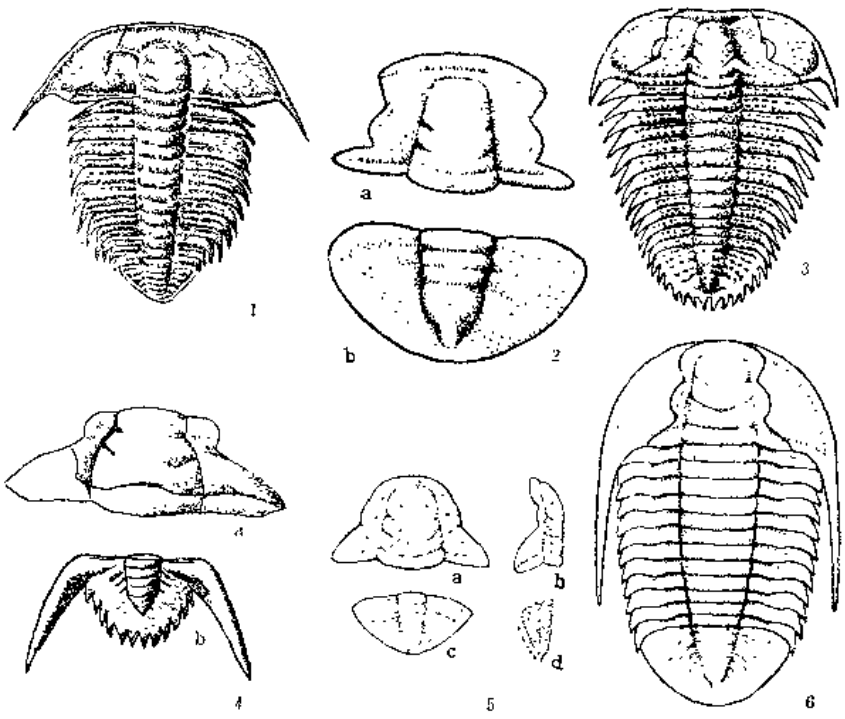


图 15—14　褶颊虫亚目的晚寒武世三叶虫代表属种

1—*Olenus truncatus*(Brünnich)，背甲，×4；2—*Chuangia batia*(Walcott)，a. 头盖，b. 尾甲，均×1.4；3—*Blackwelderia chinensis* (Bergeron) 完整背甲，×1.3；4—*Drepanura premesnili* (Bergeron)，a. 头盖；b. 尾甲，均×0.5；5—*Ptychaspis minnesotaensis* (Owen)，头盖的背视（a）和侧视（b），尾甲背视（c）和侧视（d），均×0.7；6—*Saukia acuta* Ulrich et Resser，背甲，×1.3

倾斜，几乎与头鞍垂直，壳面具波纹状线条或小瘤（图15—14,5）。东亚、北美，晚寒武世晚期。

Saukia Walcott, 1914（索克氏虫）头鞍两侧近平行，具2—3对鞍沟，后一对彼此相连，前边缘窄而凸起，有一深沟与头鞍相隔，眼叶中等大小，固定颊窄。尾甲横椭圆形；中轴锥形，肋沟和间肋沟皆显著。壳面具小瘤（15—14,6）。东亚、北美，晚寒武世。

2）栉虫亚目（Asaphina）

Eoisotelus Wang, 1938（古等称虫）头鞍倒梨形，前部最宽，伸达前缘，眼叶间最窄。背沟宽而深。眼叶小，位于头鞍相对位置的后部。固定颊窄。面线前支在头鞍中部的前下方相遇。尾部中轴狭长，背沟深而宽，肋部光滑，具下凹的边缘（图15—15.1）。华北及东北南部，早奥陶世。

Asaphellus Callaway, 1877（小栉虫）头部和尾甲边缘均凹陷，且头部边缘相当宽。头鞍长，伸达前边缘沟，具中瘤，背沟不显，无鞍沟和颈沟。眼小，位于头鞍相对位置的中部或略靠前方。面线前支在中轴线前端相遇。唇瓣后缘圆润，即后缘中部不向前凹曲。尾部宽平，中轴狭长，背沟微弱（图15—15.2）。欧、亚、美洲，早奥陶世。

Tungtzuella Sheng, in Hsü, 1948（小桐梓虫）头盖与 *Asaphellus* 不易区分，但本属活动颊具肩角。尾甲宽，具边缘，有一对向后斜伸的尾刺，刺间后缘内凹（图15—15,3）。我国南方，早奥陶世早期。

Asaphopsis Mansuy, 1920（栉壳虫）头鞍短而宽，向前略收缩，具3对坑状鞍沟，头鞍两旁侧边有一对半圆形的侧叶。眼中等大小，位于头鞍相对位置的中部，固定颊窄。前边缘发育，略长于头盖长度1/3。尾甲中轴窄而凸，间肋沟几近尾缘，具一对尾刺，其位置在侧缘的中部（图15—15,4）。亚洲及大洋洲，早奥陶世。

Proceratopyge Wallerius, 1895（原刺尾虫）头鞍圆锥形或两侧平行，具内边缘，鞍沟坑状，后一对鞍沟向内分叉，头鞍后部具中瘤，眼叶中等大小，位于头盖中部。尾轴圆锥状，边缘清楚，具一对向后伸展的前肋刺（图15—15,5）。欧、亚、大洋洲，晚寒武世，偶见于中寒武世晚期。

3）斜视虫亚目（Illaenina）

Illaenus Dalman, 1827（斜视虫）头甲和尾甲约相等，均短而宽，无边缘，中轴光滑，约占体宽1/3。头甲背沟短，在眼的前方扩大，未达前缘，无鞍沟及颈沟，眼小或中等，位于后方。尾轴短向后变窄，后端与肋部无明显分界（图15—15,6）。世界各地，奥陶纪至志留纪。

Proetus Steininger, 1831（砑头虫）头鞍大，凸出，次卵形，鞍沟浅，无内边缘。眼叶靠近头鞍。尾甲半圆形，分节明显（图15—15,7）。世界各地，奥陶纪至中泥盆世。

4）镰虫亚目（Harpina）

Aristoharpes Whittington, 1950（优美镰虫），头甲卵形，头鞍锥形，具半圆形叶状体，饰边宽平，向后延展成一宽面长的颊刺。饰边为细放射状脊线所横穿，脊线之间为小陷孔。眼位于颊叶中部，眼脊不显（图15—16,1），英国和我国南方，志留纪。

5）三瘤虫亚目（Trinucleina）

Trinucleus Murchison, 1839（三瘤虫）头鞍具高凸的前叶节，有3对短而深的头鞍沟，后两对较深、较长，有一中瘤。具宽阔饰边，前部和侧部有放射状陷沟，沟内有上下串通的

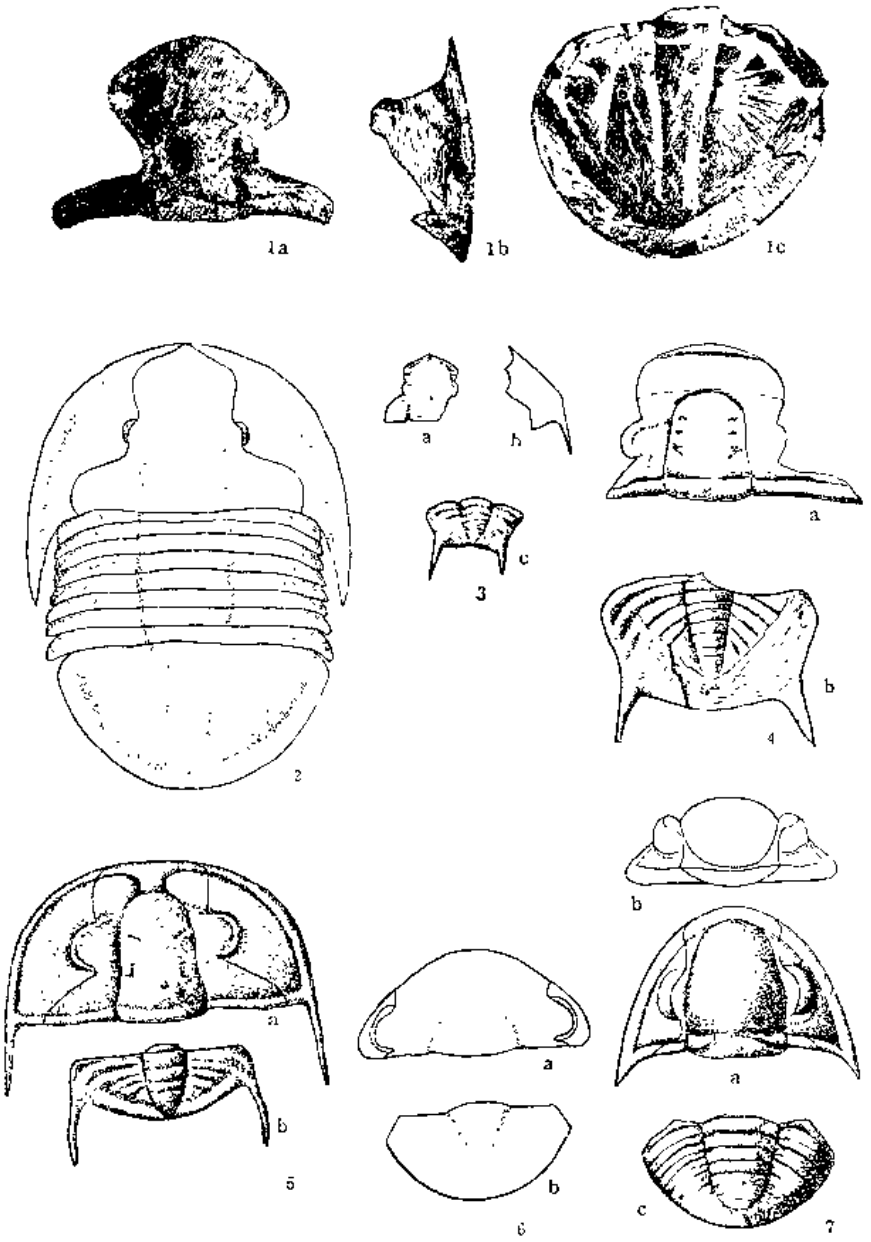


图 15—15 栉虫亚目和斜视虫亚目代表属种

1—*Eoisotelus orientalis* Wang, a—头盖, b—活动颊, c—尾甲, 均×1。2—*Asaphellus homfrayi* (Salter), 背甲, ×1.5。3—*Tungtzuella kueichowensis* Sheng, 头盖(a)×1, 活动颊(b)和尾甲(c),均×2。4—*Asaphopsis granulatus* Hsü, 头盖(a), ×2, 尾甲(b), ×1.5。5—*Proceratopyge controns* Wallerius, 头甲(a)和尾甲(b), 均×3。6—*Illaenus crassicauda*(Wahlenberg), 头甲(a)和尾甲(b),均×1.5。7—*Proetus conicinus* Dalman, 头甲背视(a)和前视(b), 尾甲(c), 均×3.5。

小陷孔。尾部三角形，其宽度略为长度的3倍或4倍；三瘤虫因头鞍前叶和颊部均强烈凸起似三瘤而得名（图15—16,2)。亚、欧洲，早至中奥陶世，中国产于贵州下奥陶统。

Lonchodomas Angelin, 1854（矛头虫）头甲三角形，头鞍菱形，沿轴线成脊状上凸，并向前伸出一长的头刺，头刺横断面作菱形或次四方形。颊刺细长。尾部作半圆形或三角形，后缘有一突然下弯的边缘，其上有细线纹（图15—16,3)。世界各地，奥陶纪。

Nankinolithus Lu, 1954（南京三瘤虫）头部强烈凸起。头鞍棒状，前部极凸，形成

一个明显的假前叶节，具 3 对鞍沟，后两对较明显。颊叶无侧眼粒和眼脊，饰边分为一个凹陷的内边缘和一个略为凸起的颊边缘，内边缘有 3 行小陷孔分布在放射形陷坑之内，颊边缘的前部有放射状排列的小陷孔，侧部小陷孔排列不规则。尾部横三角形，中轴狭，分节明显；肋叶有 3 对深的肋沟（图15—16,4）。我国南方，晚奥陶世。

5．镜眼虫目（Phacopida）

Dalmanitina Reed, 1906（小达尔曼虫）头鞍向前扩大，具 3 对鞍沟，后一对内端分叉。前边缘不发育。眼大、靠近头鞍，前颊类面线，具颊刺。尾甲分节多，后端具一末刺（图15—16,5），世界各地，中奥陶世至早志留世。

Coronocephalus Grabau, 1924（王冠虫）头鞍上宽下窄，成棒状，后面狭窄部分被 3 条深而宽的横沟穿过。前颊类面线，活动颊边缘上有 9 个齿状瘤。尾甲长三角形或半圆

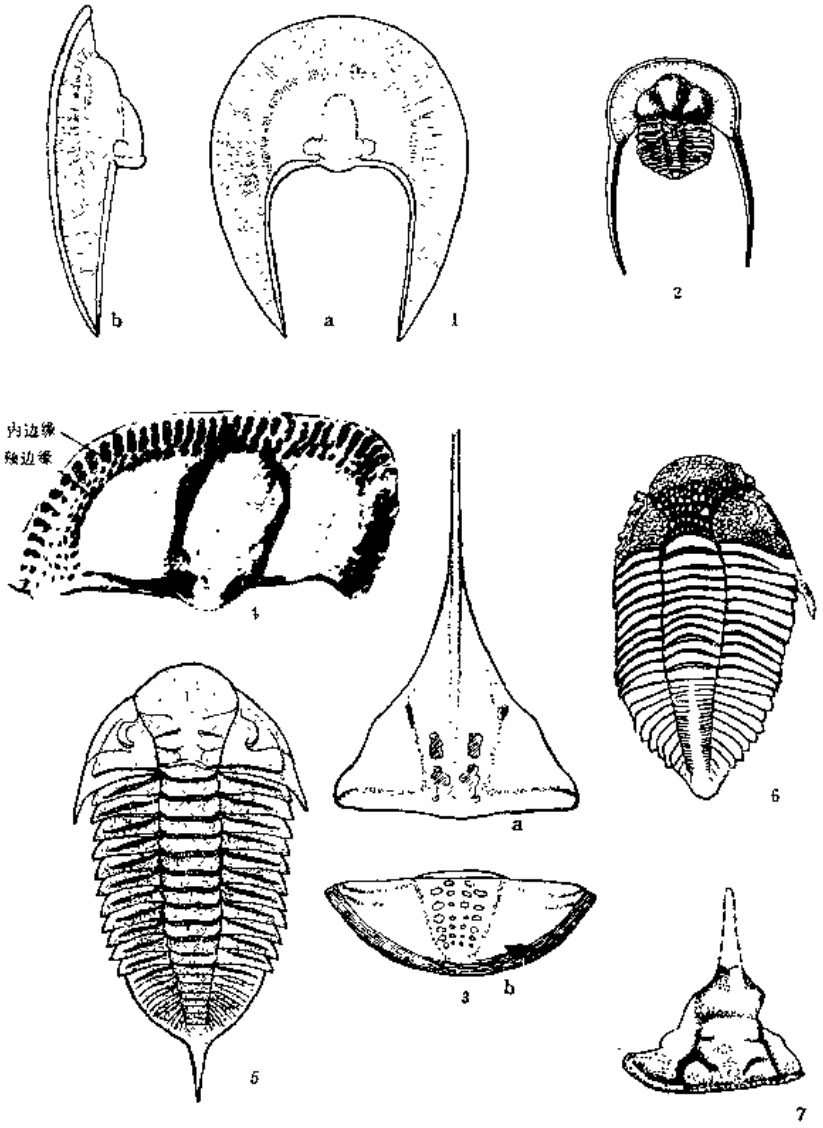


图 15—16　镰虫亚目、三瘤虫亚目和镜眼虫目的代表属种

1—*Aristoharpes wills* Wittington, a.头甲的背视，b.侧视，×2；2—*Trinucleus goldfussi* Barrande，背甲，×1；3—*Lonchodomas rostratus*(Sars)，a.头甲，×2.7，b.尾甲，×4；4—*Nankinolithus nankinensis* Lu，头甲，×3.1；5—*Dalmanitina socialis*(Barrande)，背甲，×1；6—*Coronocephalus rex* Grabou 背甲，×1.5；7—*Calymenesun tingi* (Sun)，头盖，×3

形。中轴窄，平凸，向后逐渐变窄，分为35—45节。肋部分节较少，由14—15个简单的无沟的肋节组成。背沟与间肋沟窄而深（图15—16,6)。我国南方，中志留世。

Calymenesun Kobayashi, 1950（隐头形虫）头鞍切锥形、短、后部急剧扩大；具3对鞍沟。前边缘隆起，并向前伸出，前端有前刺。眼小，突起。角颊类面线(图15—16,7)。我国南方、中奥陶世。

（四）三叶虫的生活方式

三叶虫在二叠纪末完全绝灭。因此要恢复各类三叶虫的生活方式和解释其各种构造的功能，只有对三叶虫的身体结构、它们生活时的无机和有机环境、以及它们分布和保存的状况进行综合分析，才能得到比较正确的认识。

三叶虫与海生动物如珊瑚、海百合、腕足动物、头足动物等共生。同时三叶虫化石只在海相沉积岩中出现，陆相地层中也从未发现过，因而证明它是海生的。它大多适于浅海底栖爬行或半游泳生活；另一些可在远洋中游泳或漂浮，以原生动物、海绵动物、腔肠动物、腕足动物等的尸体，或海藻及其他细小植物为食。

多数三叶虫的身体扁平，背部被以硬甲，腹部为柔软的腹膜和可爬行的步脚（即分节，末端具爪的内肢)。眼位于头甲背侧，这都是腹部贴伏海底生活的特点。扁平的身体和生长许多刺可增加浮力，加上鳃状外肢有助于游泳，因此还具一定游泳能力。可是三叶虫缺乏流线型的体形，又无良好的游泳器官，所以它只能是一种不高明的游泳者。如褶颊虫亚目，莱德利基虫亚目的许多代表。

由于辐射适应的结果，有的可钻入泥砂中生活，三瘤虫亚目即属这一类(图15—17b)，其头部结构极为坚强，无眼，曾在 *Onnia ornata*（装饰昂尼虫）的消化系统中发现大量泥质物，证明这类三叶虫是从泥土中摄取养料的，如同近代的蚯蚓。有的头甲愈合，复眼靠近头鞍或无眼，尾小，末端尖锐成刺状，如*Olenellus*（图15—17,a)。它与现代海洋中的（*Limulus*）（图15—1,2)十分相似，后者在沿岸沙质海底上用锐利的头部前缘和附肢挖掘淤泥，用刺状尾插入泥沙中，使身体慢慢向前移动。另外，适应于松软的泥沙或淤泥海底生活的，如 *Ceratarges*（多角虫）(图15—17,c)的肋刺和尾刺都很发育，使之不至陷入淤泥之中，又具柄状眼，也是防止淤泥影响视线的结果，并可扩大视域。还有个体小，头鞍膨大，眼极发育，位于头部边缘，甚至延伸至腹侧，如奥陶纪的 *Cyclopyge*（环尾虫），（图15—17,d）和*Symphysops*（粘

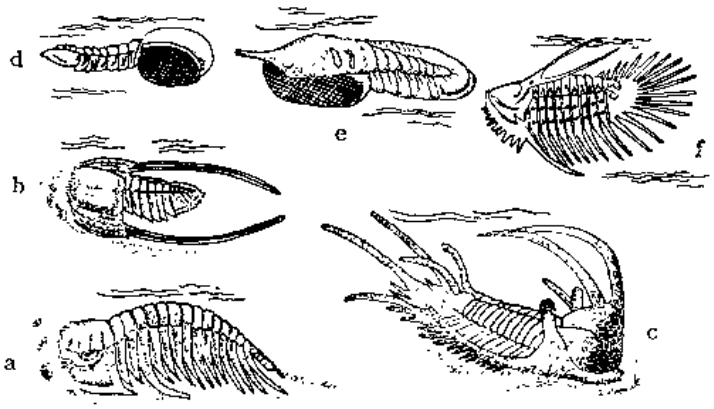


图 15—17　三叶虫的几种生活方式

a—*Olenellus* 用刺状尾支持身体在泥沙海底上前进；b—*Trinucleus* 的挖掘生活方式；c—*Ceratarges*在泥沙底上爬行；d—*Cyclopyge*和e—*Symphysops* 在远洋中游泳；f—漂游的 *Acidaspis*

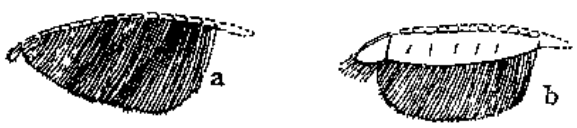


图 15—18　适于游泳或漂游的三叶虫*Trarthus*（a）和*Olenoides*（b）的鳃叶

合盾甲虫），（图15—17,e),代表远洋区游泳的类型。是个体小，带长刺的三叶虫，也多营漂游生活，如 *Acidaspis*（刺壳虫)(图 15—17,f)。凡是外肢上的鳃叶又长又大如刷子和船桨的，如 *Triarthus*（图15—1 和图15—18,a)，*Olenoides*（图 15—18,b)，*Kootenia* 等，其分布都是世界性的，这说明它们善于游泳或漂游。

球接子是一种特殊三叶虫，营远洋漂浮生活。这是因为：（1）其壳体小，结构简单，腹边缘极窄，唇瓣呈强烈拱凸的格架状（图15—7,C,D)，因此体重轻，利于漂浮；（2）无眼是由于被动漂浮的结果；（3）具世界性分布；（4）特别是大量出现于含黄铁矿的黑色页岩或灰岩中，这种岩性含正常底栖生物化石稀少，反映海水较深，水流滞缓，正常底栖生物不易生存的沉积环境，这些都是远洋生物的特点。有人还认为球接子生活时多处于卷曲状态，头和尾互相拍打着活动。

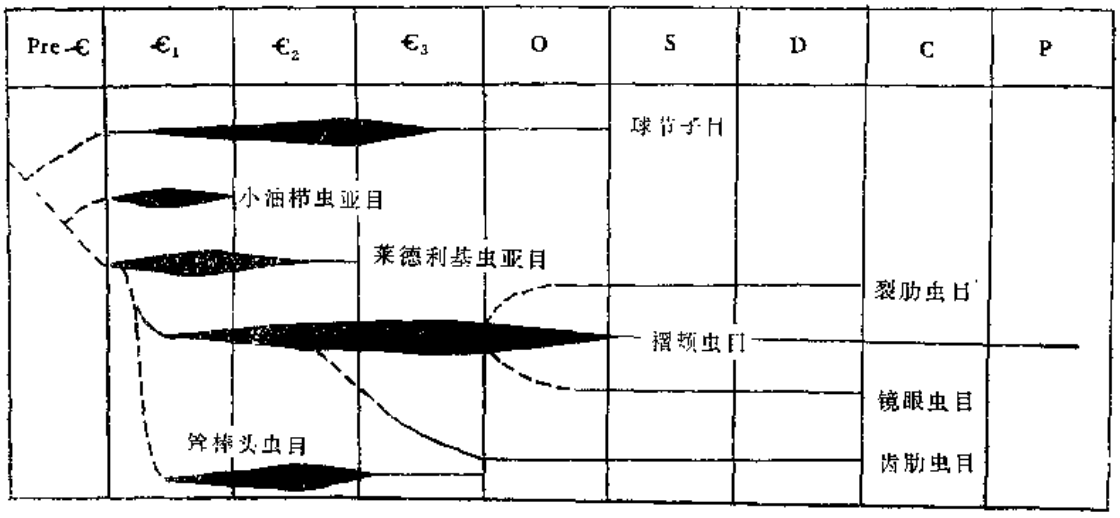
三叶虫的幼虫往往具发育的刺，说明幼虫阶段营漂游生活。

此外，从奥陶纪开始出现大量肉食类动物（鹦鹉螺，原始鱼类等），直接威胁三叶虫的生存，为了防御敌人的侵害，许多三叶虫如 *Nileus*（宝石虫)，*Cyclopyge*（圆尾虫）等的尾甲增大，提高了游泳速度，同时头尾嵌合使整个踏体卷曲或球形、盘状，以保护柔软的腹部，并可迅速跌落或潜伏海底，逃避敌人的进攻。

（五）三叶虫的演化

寒武纪早期三叶虫就已出现，在 7 个目中已发现 4 个目，属种数量也很丰富，遍布世界各地，并已经显示出生物分区的特性，因此古生物学家和生物学家都认为三叶虫的远祖早在寒武纪前就已存在，并在前寒武纪后期分化为许多支系，不过没有坚固的硬壳，故难保存化石。寒武纪早期，球接子目，耸棒头虫目，莱德利基虫目和褶颊虫目同时存在，但此它们之间的关系至今不很清楚。根据各家推论，三叶虫各目之间的关系大致如表 15—4 所示。耶耳（Jell P. A., 1975）利用个体发育资料论证了古盘虫类来自球接子类，并发展成多节类。这样球接子目（球接子亚目和古盘虫亚目，亦统称少节类）就成为其它所有三叶“目”的姊妹类。虽然褶颊虫目与莱德利基虫目同时出现在早寒武世，但许多人认为它可能起源于莱德利基虫亚目。耸棒头虫目是早寒武世的特殊类别，往往把它孤立地对待，而罗滨逊（Robison R. A. 1967）按重演律论证它来源于褶颊虫亚目。至于寒武纪以

三叶虫主要类别关系表　　表 15—4



后出现的镜眼虫目，裂肋虫目和齿肋虫目，可能来自褶颊虫目中与之较近似的代表。显然表 15—4 显示三叶虫的起源是单元的，承认各主要类别间有直接联系，而有的认为寒武纪早期就有大量三叶虫出现（分别包含在 4 个目中），并有明显的生物地理分区，因而它的起源应是多元的。近年来对三叶虫主要类别演化关系提出许多假说，尚待进一步研究予以恰当的评价。

三叶虫不象鏟、菊石、笔石那样演化线索明显，各种类别的区分多是数量变化和比例关系的改变，过去不少人孤立地概括三叶虫某些构造在地质历程中的变化，来代表三叶虫总的演化趋向，但例外情况很多，所以至今还没有一个比较满意的演化方向模式。仅某些支系内部的演化关系比较清楚，如我国滇东早寒武世莱德利基虫科（Redlichiidae）中某些属（图15—19），根据个体发育，头盖构造的变化，以及地层关系，可以判定从 *Wutingaspis*（武定虫），*Eoredlichia*（古莱德利基虫）演化到 *Redlichia*。其变化特征是（1）头鞍亚锥形到锥形；（2）眼叶短，后端远离头鞍，到眼叶长，后端靠近头鞍；（3）眼脊从发育到微弱；（4）面线前支与轴线夹角由小到大。

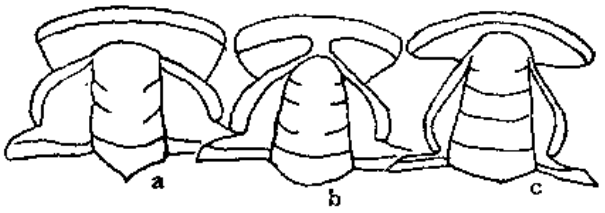


图 15—19 Redlichiidae 的 *Wutingaspis*—*Eoredlichia*—*Redlichia*演化系列。

a—*Wutingaspis timg* Kobayashi 头盖，×2，$\in_1^1$；
b—*Eoredlichia intermedia* (Lu)，头盖，×2，$\in_1^1$；
c—*Redlichia chinensis* Walcott头盖×1.8，$\in_1^{2-3}$。

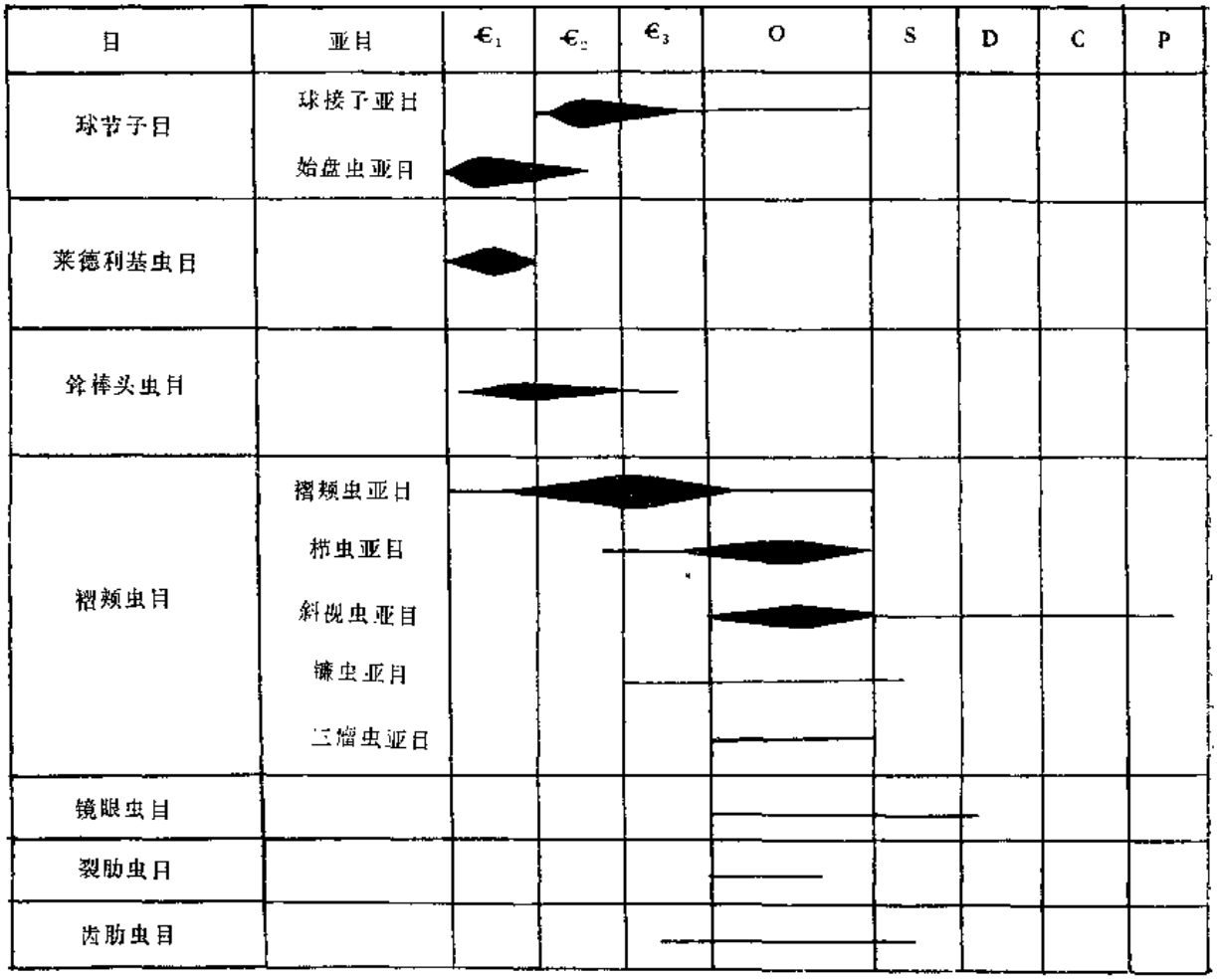
（六）我国三叶虫的地史分布概况（表15—5）

早寒武世以莱德利基虫目最重要，如 *Redlichia*, *Palaeolenus* 等；始盘虫亚目在早寒武世早、中期亦重要，如 *Hupeidiscus*, *Tsunyidiscus*（遵义盘虫）等，但属种少；早寒武世晚期褶颊虫亚目中某些属群才出现，如 *Yuehsienszella*（遇仙寺虫）；这个时期虽也有耸棒头虫目的代表，如 *Hunanocephalus*（湖南头虫），*Cheiruroides*（似手尾虫）等，但数量亦少。三叶虫总的特点是头大、尾小、胸节多，头鞍长，锥形，鞍沟显著，眼叶发育，胸节肋刺发育。

到寒武纪中期莱德利基虫目和始盘虫目只剩下个别代表。在寒武纪中、晚期褶颊虫亚目居统治地位。如 *Shantungaspis*, *Kaotaia*, *Aromocarella*, *Damesella*, *Blackwelderia*, *Chuangia* 等。此外球接子亚目在许多地区大量出现，如 *Ptychagnostus*, *Pseudagnostus* 等。耸棒头虫目也有所发展，如 *Dorypyge*, *Amphoton* 等在各地经常发现。齿肋虫目也有个别代表，如晚寒武世的 *Paraacidaspis*（付刺壳虫）。这个时期三叶虫总的特点是尾甲加大，多为异尾型；胸节数减少，头鞍较短，多具内边缘；眼叶较小；鞍沟数量减少，且很少穿越头鞍。

至奥陶纪，三叶虫的特点发生显著变化，寒武纪的许多重要类别相继绝灭或衰退；而栉虫亚目，斜视虫亚目，镰虫亚目，三瘤虫亚目，镜眼虫亚目等大量繁盛，特别是前两者的数量和种属居首要地位。如 *Eoisotelus*, *Asaphellus*, *Illaenus* 等，它们比寒武纪三叶虫的尾甲要大，多为等尾型；胸节数量进一步减少，一般为8—9节；头鞍向前扩大，鞍沟、背沟、甚至颈沟都不发育。但奥陶纪早期的三叶虫特点与寒武纪后期颇相似，如 *Asaphopsis*, *Dactylocephalus*（指纹头虫）。这时由于具世界性的笔石动物繁盛，活动力强的肉食动物头足类兴起，三叶虫在海洋中不再是居统治地位的生物，地层划分除三叶虫外，笔石

我国三叶虫地史分布表　　表 15—5



和头足类也具有极重要地位，特别在世界性地层对比中，后两者似乎更为重要。

志留纪至二叠纪，三叶虫急剧衰退，只留下少数类别，主要为斜视虫亚目和镜眼虫目的一些代表，如 *Coronocephalus*（中志留世），*Dalmanitina*（中奥陶世至早志留世），*Latiproetus*（宽边砾头虫）（志留纪），*Phacops*（镜眼虫）（志留纪和泥盆纪），*Weberiphillipsia*（韦氏菲氏虫）（早石炭世），*Pseudophillipsia*（假菲氏虫）（二叠纪）等。它们的地层意义也较小。

三、鳃足纲(Brachiopoda)的介甲目(Conchostraca)

甲壳超纲之鳃足纲由于鳃附生于附肢上而得名，介甲目（即叶肢介目）为其中的一个目，最早出现于泥盆纪，经过漫长的地质时期，现在还有不少种属分布于世界各地。

叶肢介体侧扁，外被薄的几丁质甲壳，分左、右两瓣，状如蚌壳但无明显的铰合构造。壳的启闭，由身体前部上方一束闭壳肌的伸缩控制。具眼，游泳足10—32对，其中有1—16对是生殖后肢（图15—20）。皆为雌雄异体，卵生。

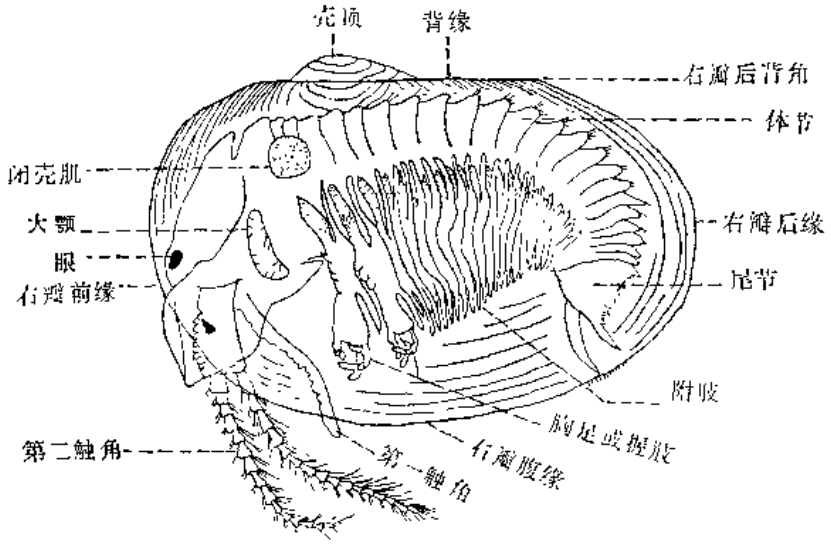


图 15—20 叶肢介雄性个体躯体形态及其构造简图

（一）壳瓣特征

叶肢介化石主要由壳瓣形成。它的定向与双壳纲类似，先定前后，再分左、右瓣。首先将头置于前方，尾置于后方；壳顶向上为背侧，同时更接近于头部，即前方，相对应的双壳开合处为腹方；这样处于左侧的称左瓣，右侧的称右瓣。各部壳缘的名称见图15—21，其中背缘与后缘相交的角称后背角。

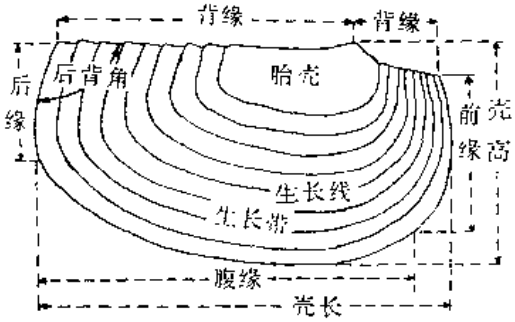


图 15—21 叶肢介壳瓣各部构造
（非 leai 类）

壳瓣侧视多为椭圆形、圆形、半圆形、卵形等。壳长 5—10 毫米，其上有细而规则的生长线，有的则光滑，或围绕外缘仅有一条生长线，多者一个壳瓣上具30条以上生长线。两条生长线之间称生长带，其上有各种装饰——网状、线状、鱼鳞状、网洞状、树枝状等。此外，有的类别中还有出自壳顶的放射脊；有的生刺、瘤及各种凸起。

叶肢介壳瓣与双壳类某些属如 *Sphaerium*（球蚬）、*Halobia*（海燕蛤）等的外壳颇相似，区别在于前者壳瓣是（1）薄的几丁质；(2) 背缘无铰齿；(3) 生长带上具各种装饰；以及（4）生长线细而规则。从前背缘起，呈弧形伸到壳顶之后的后背缘，中间没有中断、分叉和尖灭现象，亦不与其前后的生长线相交。

（二）分类及化石代表

据张文堂等（1976年）统计，世界上共有叶肢介化石221个属，分别属于 3 个亚目。

1．光尾叶肢介亚目（Laevicaudata）壳瓣光滑，或仅有一条生长线。我国尚无化石代表，白垩纪至现代。

2．瘤膜叶肢介亚目（Estheritina）壳瓣上有生长线，但无放射脊。泥盆纪至现代。

Lioestheria Depéret et Mazeran, 1912（光滑叶肢介）壳瓣小，卵圆形。壳顶近前端。生长带窄而多，有时密布全壳，生长带上仅具针点状装饰（图 15—22,1）。产于欧、

亚、北美，泥盆纪至二叠纪。

Yanjiestheria Chen, 1976（延吉叶肢介）为晚侏罗世的 *Eosestheria* 直接演化而来，主要区别在于网孔变小，网壁较粗，网孔较深，其形状不规则，线状装饰的线脊变细而密，此外生长线也较细（图15—22,2）。中国、朝鲜、苏联东贝加地区，早白垩世。

Euestheria Depéret et Mazeran, 1912（真叶肢介）壳瓣一般比较小，椭圆形、卵形、圆形或近方形。生长带上具有小网状装饰，印在外模上尽是一些小点粒，排列不规则（图15—22,3）。世界各地，中生代。

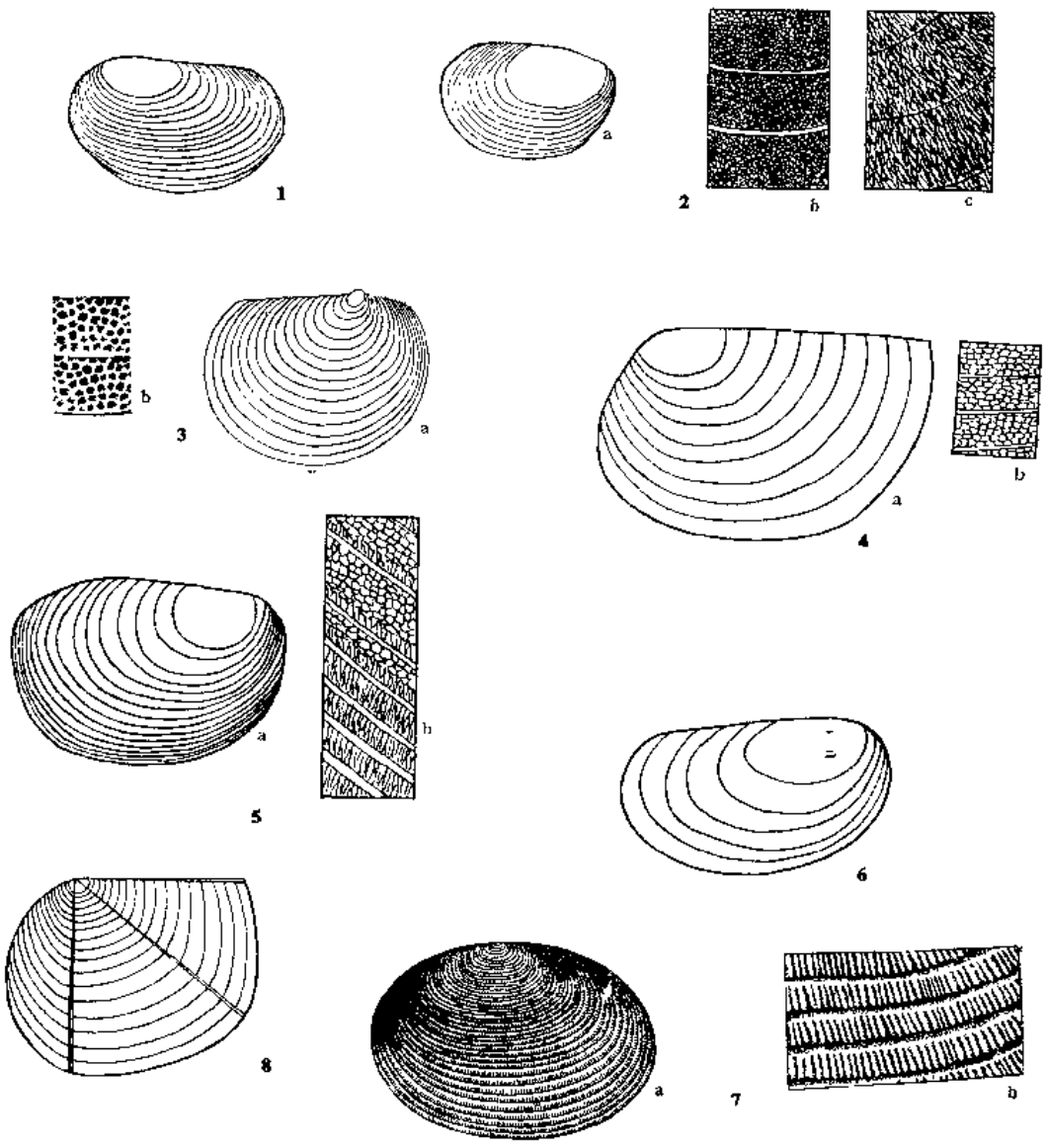


图 15—22 叶肢介化石属种代表

1—*Liaoestheria longtanensis* Zhang 右瓣外模，×6.6；2—*Yanjiestheria bellus* Chen, a.右瓣，×2.7；b.前腹部生长带上装饰，c.后腹部生长带上装饰，均×27；3—*Euestheria minuta* (Sieten), a.右瓣，×5.3；b.生长带装饰×33；4—*Paraleptestheria menglaensis* Chen, a.左瓣，×6.6；b.生长带装饰，×27；5—*Eosestheria fuxinensis* Chen, a.右瓣，×2.7；b.生长带装饰，×27；6—*Palaeolimnadia baoxingensis* Shen 左瓣外模，×6.6；7—*Orthestheria pecten* Chen, a.右瓣外模，×2；b.生长带上装饰，×27；8—*Hemicycloleata hunanensis* Zhang，左瓣，×10

Paraleptestheria Chen, 1976（近狭叶肢介）壳瓣中等大小，三角形、长卵形、椭圆形或近方形。胎壳小，生长线比较粗，呈宽脊状，两侧为细而深的凹槽与之相随。生长带宽而平，数目较少，具较大的多边形网饰，网壁细弱，网底平浅，向前腹区变成横向拉长的近六边形网，向后腹区逐渐变弱以至消失（图15—22,4）。我国东北、华南，老第三纪。

Eosestheria Chen, 1976（东方叶肢介）壳瓣圆形、椭圆形或卵圆形。个体中等到大。生长带宽平，数目较多，靠近背部或前腹区的生长带上具有各种不规则多边形的网格装饰，网壁较细，网底平浅，向腹部和后腹区变成线脊状装饰，线脊一般较粗，常弯曲和分叉（图15—22,5）。中国、蒙古、苏联外贝加尔地区，晚侏罗世至早白垩世。（主要为晚侏罗世）。

Palaeolimnadia Roymond, 1946（古渔乡叶肢介）壳瓣长或圆，有时近方形。胎壳一般比较大。生长带少，其上光滑无饰（图 15—22,6）。我国、澳大利亚、苏联，晚二叠世至中侏罗世。

Orthestheria Chen, 1976（直线叶肢介）壳瓣一般较小而厚，椭圆形、卵形、菱形、矩形、圆形或近方形。生长带上具有规则简单的直线状装饰（图 15—22,7）。我国，白垩纪。

3．李氏叶肢介亚目（Leaiina）壳瓣上有不同数目的放射脊。泥盆纪至三叠纪。

Hemicycloleaia Raymond, 1946（半圆李氏叶肢介）壳瓣从胎壳起有两条放射脊伸达腹缘。背脊有时出现。壳瓣外形不是长方形，前、后缘及腹缘较圆（图 15—22,8）。世界各地，泥盆纪至二叠纪。

（三）生态及地史分布

现代叶肢介生活在陆上的水池中。而在泥盆、石炭、三叠系中所发现的叶肢介仅与海相介形虫、腕足类、三叶虫等共生于海相地层中，证明它原来生活在浅海里。其主要行动器官是第二对触角，游泳足仅起辅助作用。食物以细菌、藻类、原生动物、轮虫或有机物碎片为主。游泳足是摄食的重要器官。

我国叶肢介化石从泥盆纪到第三纪均有发现，其分布遍及全国，是世界上叶肢介最丰

我国中、新生代叶肢介化石组合序列 **表 15—6**

地层	叶肢介动物群
下第三系	勐腊近狭叶肢介（*Paraleptestheria menglaensis*）群 常州弯线叶肢介（*Curvestheria changzhouensis*）群 近渔乡叶肢介（*Pertlimnadia*）—云梦叶肢介（*yunmenglimnadia*）群
上白垩统	真瘤膜叶肢介（*Euestherites*）群
下白垩统	延吉叶肢介（*Yanjiestheria*）或直线叶肢介（*Orthestheria*）群
上侏罗统	东方叶肢介（*Eosestheria*）群
中侏罗统	假线叶肢介（*Pseudograpta*）群 自流井真叶肢介（*Euestheria zilujingensis*）群
下侏罗统	白田坝古渔乡叶肢介（*Palaeolimnadia baitianbaensis*）群
三叠纪	小型真叶肢介（*Euestheria minuta*）群 香溪叶肢介（*Xiangxiella*）群

富的国家，其中以瘤膜叶肢介亚目的属种数量最多，而李氏叶肢介亚目中仅发现几个属。在晚古生代以*Lioestheria*为主，其他还有*Hemicycloleaia*角咀李氏叶肢介（*Rostroleaia*），圆李氏叶肢介（*Cycloleaia*），斜壳线叶肢介(*Loxopolygrapta*)，以及*Palaeolimnadia*等。中、新生代叶肢介化石更为丰富，可以建立若干叶肢介动物组合和带（表15—6）。

四、介形虫纲(Ostracoda)

（一）一般特征

介形虫个体微小，壳长一般在0.4至2毫米之间，个别特大，如产于我国广西泥盆系中的Paramoelleritia（似默勒介），壳长大约有7厘米左右。介形虫具两个壳瓣，软体被包在两瓣之内，形似软体动物的双壳类。身体两侧对称，不分节，但有分节的附肢，分头部和躯干部（胸部），无腹部，生有附肢七对：头部为两对触角；一对大颚和一对小颚；胸部三对，躯干部末端有一对尾叉。身体发育有消化、排泄、生殖等器官及复杂的肌肉系统，海相的丽足介亚目（Myodocopida）的代表，具由心脏和血管组成的循环系统，多数介形虫不具眼。介形虫在个体发育过程中有蜕壳现象，从卵孵化出幼虫直到成虫，经过九个阶段，蜕壳八次，每个阶段旧壳蜕落新壳形成之间，是其身体增长，附肢增加，各种器官与构造特征逐渐完善的过程（图15—23）。

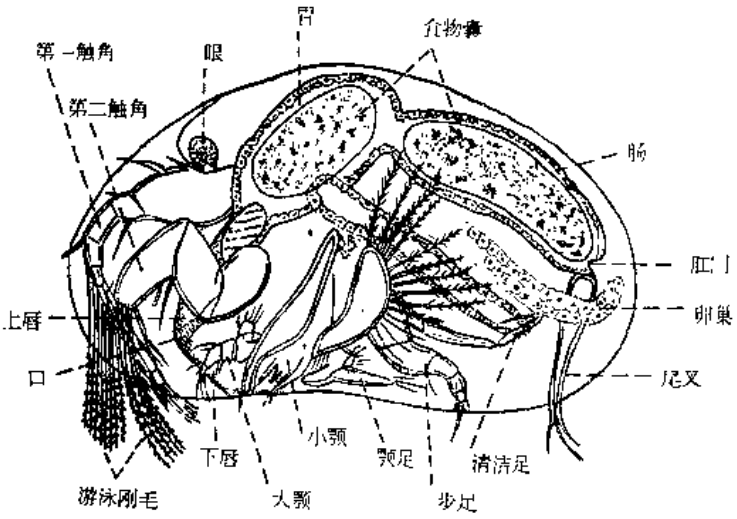


图 15—23 *Cypris*（金星介）的内部解剖图

介形虫生活领域很广，近岸浅海是介形虫大量繁殖的主要地区，陆地上的湖泊、河流、池塘等都有介形虫的分布。多数为底栖爬行，部分营漂游和掘穴生活。介形虫的繁殖、分布与水体的深度、温度、食物的供给、含盐量、酸碱度等环境因素有着密切的联系。

（二）壳的形状及构造

介形虫壳是保护软体并为肌肉附着的部分。壳的成分主要是几丁质和钙质，壳壁厚薄不一。按照介形虫运动的方向分为左、右两瓣，两瓣多数不等大，较大瓣常于壳的边缘部分包覆于较小的瓣上，称超覆。为了描述的便利，将壳面划分为背部、腹部、前部、后部和中部（图15—24）。两瓣内侧于背部边缘处通过铰合构造相互扣合，起两瓣启闭的枢扭作用，称固定边缘，前、后缘及腹缘，可以自由开关，称自由边缘（图15—25）。壳形各种各样，不同的属种、不同

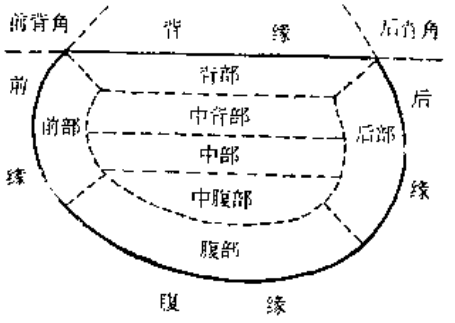


图 15—24 介形虫壳面的分区

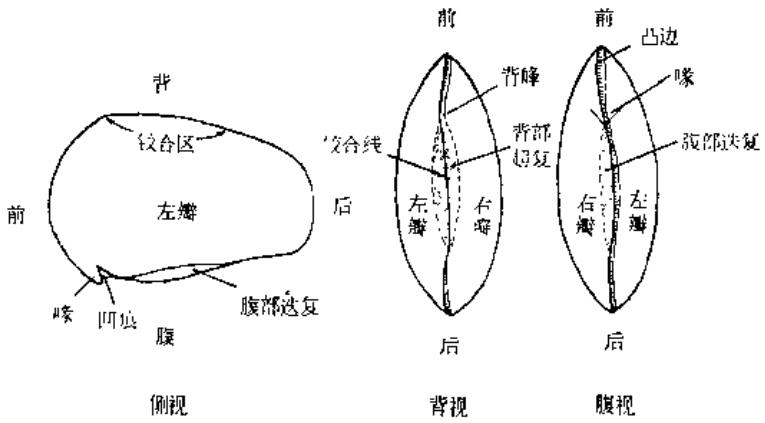


图 15—25 介形虫壳的各部名称

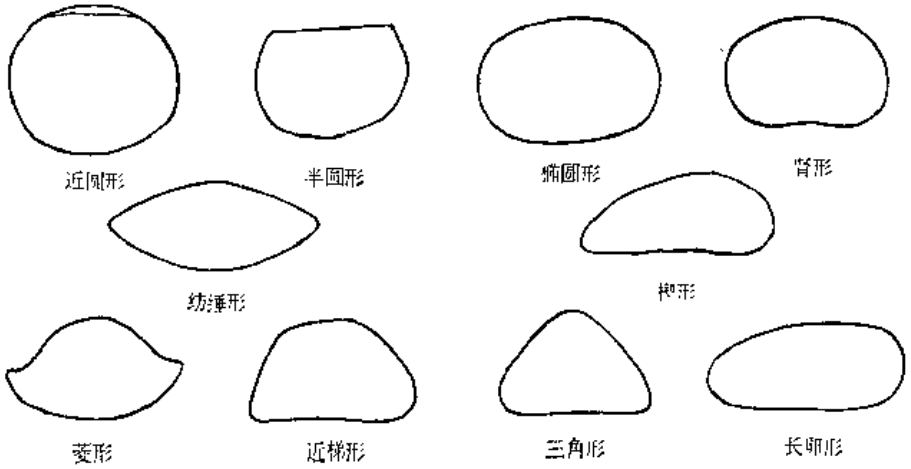


图 15—26 介形虫壳的侧视形状

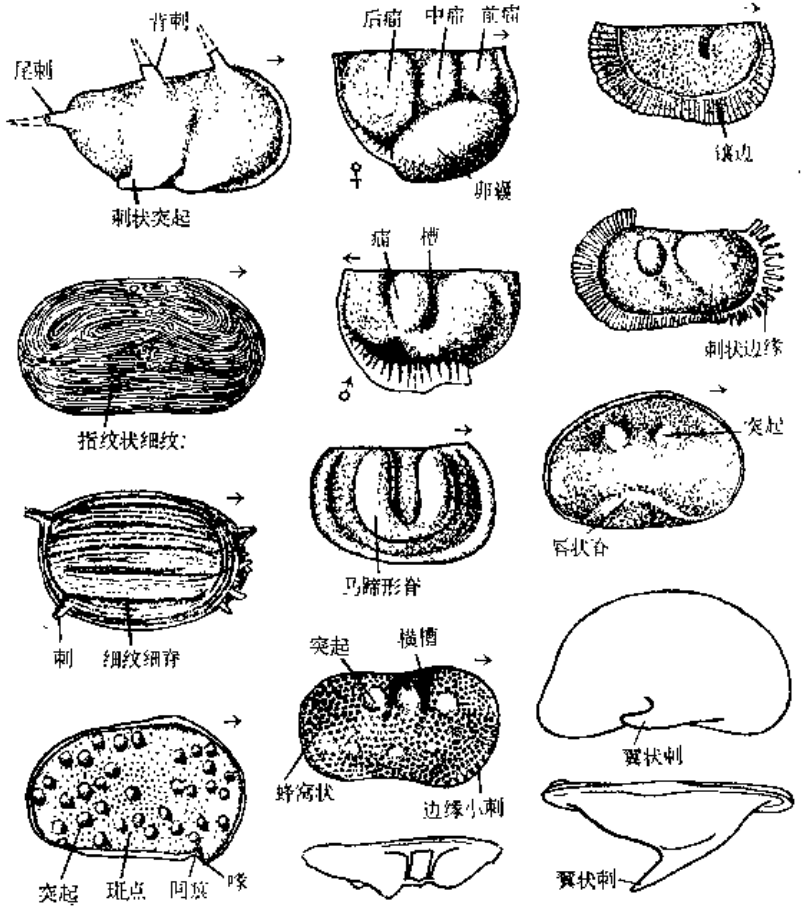


图 15—27 介形虫壳的纹饰

的性别、年龄和生活环境，壳形不同，侧视有圆形、半圆形、纺缍形、楔形、梯形、三角形等（图15—26）。壳表面有的光滑无饰，有的具有各种装饰，如蜂窝状、网纹状、突起的瘤状、棘刺状、脊状等等。古生代的某些介形虫壳面上具显著的瘤、槽、隆脊等。具壳饰者，壳面上或为某一种简单的纹饰，或为两种以上的混合型纹饰（图 15—27）。介形虫具有双形现象，同种的雌雄个体、形态特征不同，例如 *Beyrichia*（瘤石介）的雌性个体，其前腹部强烈外凸呈椭圆形，是卵囊所在处。

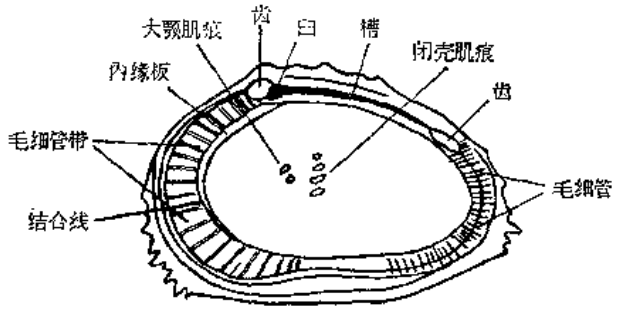


图 15—28 介形虫壳的内部构造

壳的内侧具鉴定意义的有铰合构造、肌肉印痕及边缘构造。铰合构造位于背部边缘，由凸起的齿、脊及凹入的臼、槽等铰合成分组成（图 15—28、29）。古生代及中新生代陆相介形虫的

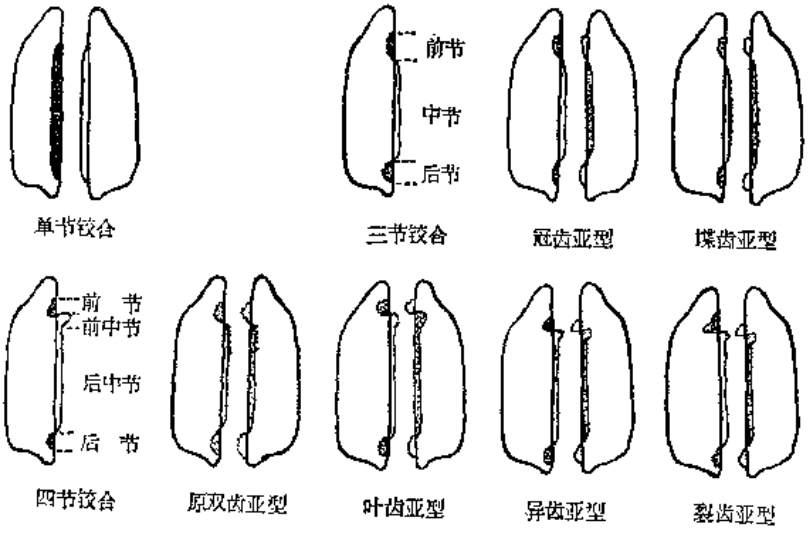


图 15—29 介形虫的铰合构造类型

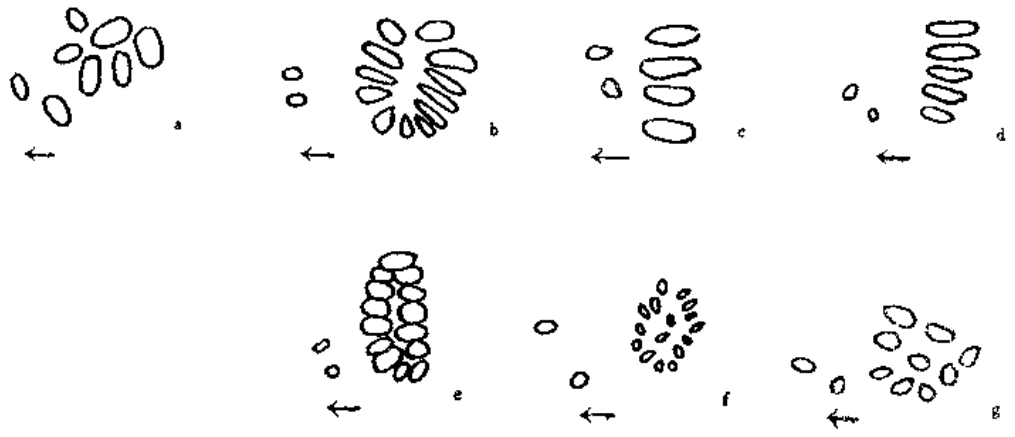


图 15—30 介形虫的肌痕图式

a—Cyprididae；b—Darwinulidae；c—Cytheridae；d—Paradoxostomidae；e—Cytherellidae；f—Volganellidae；g—Bairdiidae科的肌痕

铰合构造一般比较简单，中、新生代海相介形虫的铰合构造大多数较复杂。肌肉印痕是介形虫肌肉组织（如闭壳肌、大颚肌等）在壳内附着处保留下来的痕迹（图 15—28、30）。许多介形虫，主要是中、新生代的介形虫化石，在壳的内面，可以看到较清楚的肌痕。边缘构造有内缘板、结合带、结合线、毛细管带（图15—28）等。

（三）介形虫化石壳的定向

介形虫化石的定向比较困难，根据介形虫研究者的经验，以下各点可作为壳的定向依据：闭壳肌痕位于壳中央或偏前方，大颚肌痕位于闭壳肌痕的前方；铰合构造位于背部边缘处；眼点位于前背部；瘤石介等的卵囊位于前腹部；喙和凹痕位于前腹部或前端；背槽位于靠背侧的中部或中前部，槽的末端向后弯；毛细管带和内缘板，多数前端较后端发育；壳面如具一个大刺或翼形刺，其末端指向后方；锯齿状端缘刺，前端常较后端发育；背缘直或外拱，腹缘多数不同程度的内凹；两端如呈上翘的尖形，前端者较钝；多数壳的前端高、中部或偏后方厚度大。上述特征，有些只适用于多数情况，因此，对介形虫化石的定向，应以壳上的几个特征综合分析、判断。

（四）介形虫的分类及化石代表

现代介形虫的分类，主要根据软体部分的各种器官、附肢等特征。而软体部分在化石中没有保存，则主要依靠壳体的形态、构造特征作为介形虫化石分类的依据。斯科特(R. H. Scott) 和西尔威斯特—布雷德利（P. S. Sylovester-Bradley）等人 1961 年所提出的分类系统将介形虫类列为一个亚纲。下分五目和七亚目，本书根据当前通用的节肢动物门的系统分类，将介形虫类列为一个纲，纲下采用斯科特和西尔威斯特—布雷德利的分类方案，但其中的古介形虫目（Archaeocopida）由于雷蒙德早在 1935 年已命名高肌介类（Bradorina），故应按照雷蒙德命名的意义，采用高肌介目（Bradoricopida）为宜。

1．高肌介目（Bradoricopida）寒武纪。

2．豆石介目（Leperditicopida）奥陶纪至泥盆纪。

3．古足介目（Palaeocopida）奥陶纪至二叠纪。

瘤石介亚目（Beyrichicopina）奥陶纪至二叠纪。

小克勒登介亚目（Kloedonellocopina）奥陶纪至二叠纪。

4．速足介目（Podocopida）奥陶纪至现代。

速足介亚目（Podocopina）奥陶纪至现代。

后足介亚目（Metacopina）奥陶纪至白垩纪。

平足介亚目（Platycopina）侏罗纪至现代。

5．丽足介目（Myodocopida）奥陶纪至现代。

丽足介亚目（Myodocopina）奥陶纪至现代。

枝足介亚目（Cladocopina）？泥盆纪，石炭纪至现代。

介形虫化石举例如下：

1．高肌介目

Kunmingella Huo, 1956（昆明介） 壳长 1—5 毫米，近圆形、半圆形或斜而尖的椭圆形。铰合线平直、稍短于壳长，前背角约 90°，后背角为钝角，壳面凸度较强，后背部最高并有一个细长的瘤升起，称后瘤。眼点清楚、位前背角处。脊状突起线由平坦的边缘而升起，它以一个半圆形曲线与铰合线两端相接，该曲线距边缘很近（图 15—31）。早寒武

世。我国分布于滇、川等地。

Houlongdongella Lee, 1975（后龙洞介）壳前尖后圆，切椭圆形或近卵形。铰合线平直，短于壳长。前背角90°或稍小，后背角为钝角。前背部具槽，与背边正交或斜交，单型或双型，叶突起双型或三型，前叶突起较为明显。自由边具缘脊构造（图15—32）。早寒武世。我国分布于云南。

图 15—31 *Kunmingella maxima*
×7，双瓣的外视

图 15—32 *Houlongdongella disulcata* Lee
×16，右视

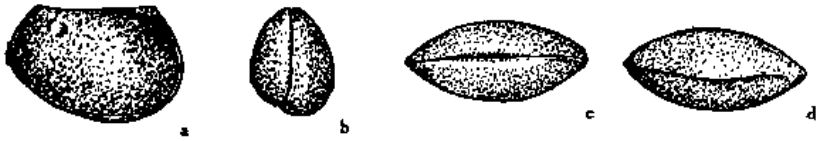


图 15—34 *Leperditia fabulites* Conrad
a—左视；b—后视；c—背视；d—腹视

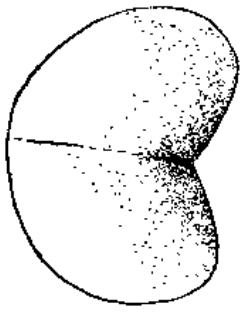


图 15—33 *Mononotella ovata* Lee
×45，双瓣的外视

Mononotella Urich et Bassler, 1931（简单介）个体大，椭圆形或卵圆形，背缘弧形弯曲，前背角和后腹角锐，后背角和前腹角钝。壳面无结节或瘤。壳薄、易柔，具精细的斑点（图15—33）。早寒武世。我国分布于云南。

2．豆石介目

Leperditia Rouault, 1851（豆石介）壳大，近椭圆形。背缘直，两端具明显的背角，腹缘弧形弯曲。前背部具眼点。最大高度位于后半部。右瓣大，沿腹缘超覆明显。壳面光滑或具斑点等纹饰。铰合构造简单，壳内侧具大且圆形肌痕（图15—34）。奥陶纪至早二叠世。我国分布于黔、桂、滇等地。

Paramoelleritia Wang, 1976（似默勒介）壳巨大，近卵形。背缘直，约为壳长的3/5，前、后背角清楚，钝。腹缘近直到外弯。中部或中后部最高，背视两侧强突，中部或中部偏后部最厚。展平带沿前、后缘发育，后缘最宽，在腹缘缺失。前背部具眼点，眼点后方强烈膨胀突出在铰合线之上。右瓣大，腹缘超覆最宽。闭肌痕呈椭圆形，大颚肌痕呈弯锥形(图15—35)。泥盆纪。我国分布于广西。

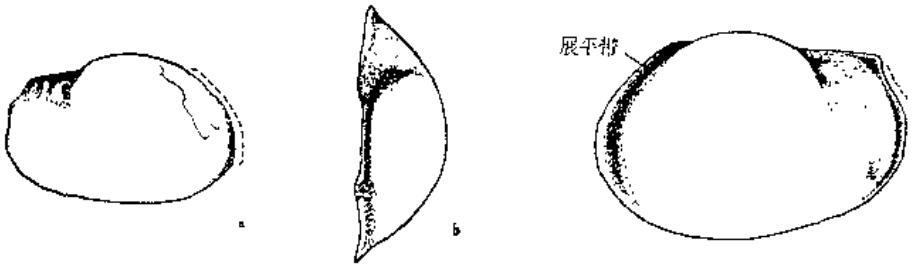


图 15—35 *Paramoelleritia xiangzhouensis*
×1，a—左视，内模；b—背视；*P. subovata*，×2，c—右视

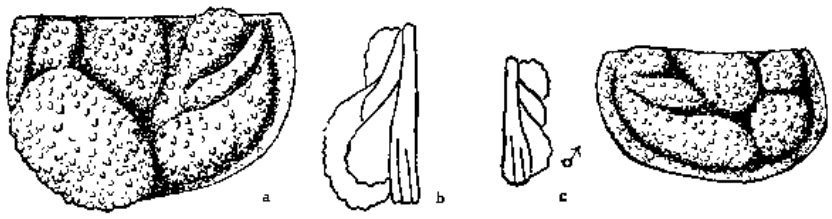


图 15—36 *Beyrichia kloedeni* McCoy，放大
a—左视，b—c—前视，b—右视

3．古足介目

Beyrichia McCoy, 1844（瘤石介）近半圆形，两瓣大小相等。背缘直。壳面具槽 2—3 条，槽间突起成瘤，中瘤小而圆，常呈孤立状，后瘤较长。雌壳前腹部具卵囊，似球形或卵形（图15—36）。泥盆纪至石炭纪。我国分布于滇、桂等地。

Primitia Jones and Holl, 1865（原始介）壳近半圆形或椭圆形，背缘直，两瓣相等，接触简单。最大厚度位于后半部，中部至近背缘处具一小而明晰的中槽，有时壳面具突起、围脊（图15—37）。石炭纪至二叠纪。我国分布于辽、鄂、桂、滇、浙等地。

4．速足介目

Bairdia McCoy, 1844（土菱子介）壳菱形，背缘外凸，前端窄圆、后端较尖，两端微上翘。左瓣大，沿背缘及自由边缘均有超覆。中间最高，壳面光滑。铰合构造简单，右瓣的背边缘插入左瓣背缘上的直槽（图15—38、39）。奥陶纪至现代。我国分布于鄂、桂、

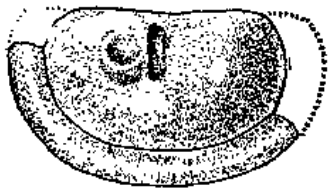


图 15—37 *Primitia strangulata*
(Salter) ×6，左视

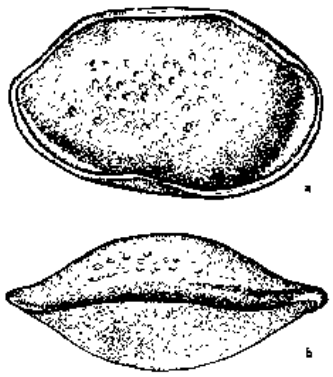


图 15—38 *Bairdia plicatula* Polenova
×28，a—右视；b—背视

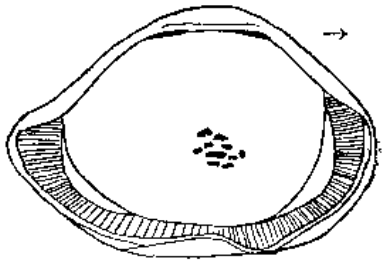


图 15—39 *Bairdia* sp.
放大，左瓣内视

滇、黔、苏、浙、青等地。

Cyprinotus Brady, 1886（美星介）壳近椭圆形。背缘外弯，中部或近中部最高，腹缘内凹或近直，两端圆，前端较低。左瓣大，前背部及腹缘超覆明显。左瓣前端和右瓣两端及腹缘成锯齿状，壳面光滑或具斑点。铰合构造右瓣具细脊，左瓣为窄槽，毛细管带窄，毛细管直。肌痕属金星介科型（图15—40、41）。晚白垩世？—第三纪至现代。我国分布于松辽平原、华北、中南及西北、华东、西南部分地区。

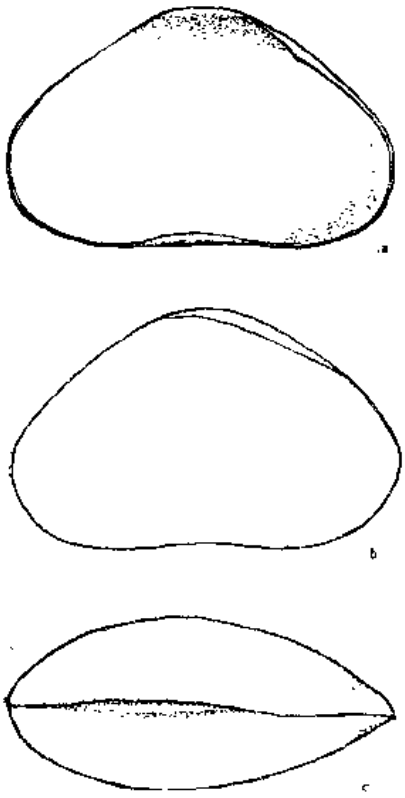


图 15—40 *Cyprinotus uenoi* Brehm
a—右视；b—左视；c—背视，×33

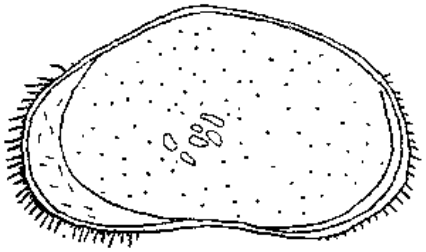


图 15—41 *Cyprinotus cingalensis* Brady
放大，左瓣外侧透视图

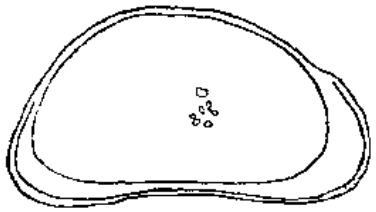


图 15—42 *Candona condida*
(Muller) 左瓣内视，×40

Candona Baird, 1845（玻璃介）壳肾形、钝三角形等。背缘直或微外凸，向前端倾斜，腹缘内凹。前端低于后端，左瓣大于右瓣。壳面光滑。铰合构造简单，左瓣具细槽，右瓣具细脊。内板发育，毛细管带窄，毛细管直、短而密。肌痕属金星介科型（图15—42）。中侏罗世？晚白垩世至现代，新生代最盛。我国分布于松辽平原、西北、中南及苏、浙、滇等地。

Ilyocypris Brady et Norman, 1889（土星介）壳似蚕豆形，两端均匀圆弧形，前端略高于后端，背缘直，腹缘中部内凹，前背部具两个横向槽，后槽下方有一圆形凹坑。壳面具瘤状突起、网纹、斑点、小刺等纹饰。铰合构造右瓣为一细脊，两端各具一薄片状齿，左瓣为一细槽，两端各具一狭长的臼。边缘带窄，毛细管密。肌痕属金星介科型（图15—43）。始新世至现代。我国分布于华北、西北及中南、西南、华东部分地区。

Cristocypridea Hou, 1977（冠女星介）壳卵圆形或近长方形。两瓣不等，左瓣包覆右瓣，右瓣前端具鸡冠状壳喙伸出在左瓣前缘之外。壳面光滑或具斑点、细网纹等纹饰。

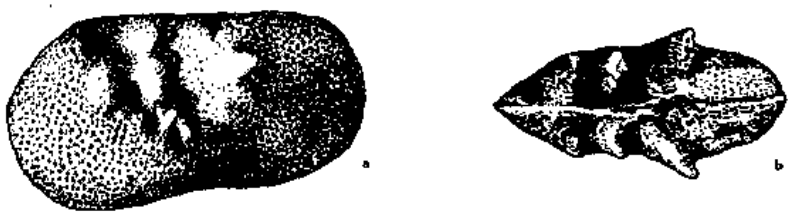


图 15—43 *Ilyocypris gibba*
(Ramdehr) a—左视×60，b—背视×50

铰合构造简单（图 15—44）。晚白垩世。我国分布于松辽平原、新疆、鄂、湘、粤、川、滇、苏、浙、皖等地。

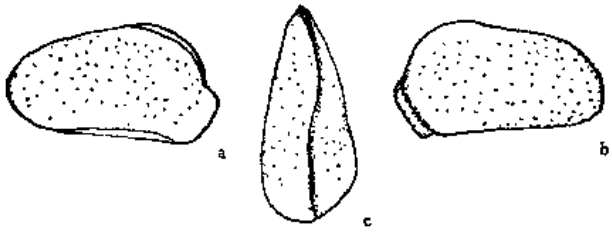


图 15—44 *Cristocypridea chinensis* Hou
×32，a—右视，b—左视，c—背视

Cypridea Bosquet, 1852（女星介）壳近椭圆形、近三角形等。背缘直或弧形外凸或角状弯曲，腹缘外凸、平直或内凹。多数前端高于后端，前腹部具壳喙及凹痕。两瓣不等大。壳面光滑或具网纹、蜂窝、瘤、刺等纹饰。铰合构造右瓣前、后节为扁齿，中节为细长的脊，左瓣相应为臼、槽、臼。肌痕属金星介科型（图15—45、46）。侏罗纪至第三纪。晚侏罗世至白垩纪最盛。我国分布于东北、华北、中南、西北及苏、浙、川、滇等地。

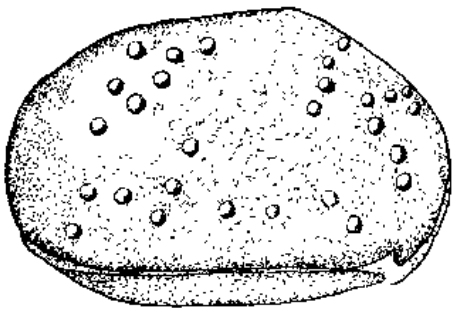


图 15—45 *Cypridea granulosa*
(Sewerby)，放大，右视

图 15—46 *Cypridea propunctata* Sylvester-Bradley
×45，左瓣内视

Darwinula Brady and Robertson, 1885（达尔文介）壳长椭圆形，前端窄圆、后端宽圆，前端低于后端。背缘近直，腹缘微内凹。两瓣不等大，或左瓣超覆右瓣，或右瓣超覆左瓣。最大厚度位于后半部。铰合构造简单，右瓣具槽，左瓣具脊。肌痕属达尔文介科型（图 15—47）。石炭纪至现代。我国分布于西北、中南、西南、华东及华北部分地区。

Limnocythere Brady, 1864（湖花介）壳肾形。背缘近直，腹缘中部内凹，两端钝圆。壳薄，壳面光滑或饰以小斑点、网纹，具 1—2 条横槽，常有结节和小刺，后端小刺6—12个。铰合构造左瓣两端各为一个小臼，中间为一条细脊，右瓣相应为齿、槽、齿。内板宽或中等，毛细管直、少。肌痕属浪花介科型（图 15—48）。晚白垩世至现代。我国分布于华北、西北及中南、西南部分地区。

Chinocythere Bojie, 1978（华花介）壳不规则矩形至长椭圆形。背缘长，近直，前、后背角明显，腹缘内凹，前背部具两条横槽。壳面具蜂窝、网纹、粒状突起、瘤、脊、刺

等。铰合构造，左瓣两端为臼，中部为向两端稍膨大的棒状脊，右瓣相应为齿、槽、齿。内缘板不发育，毛细管带宽，毛细管稀、长弯曲，少数分叉。肌痕属浪花介科型（图15—49）。始新世中、晚期。我国分布于渤海沿岸地区。

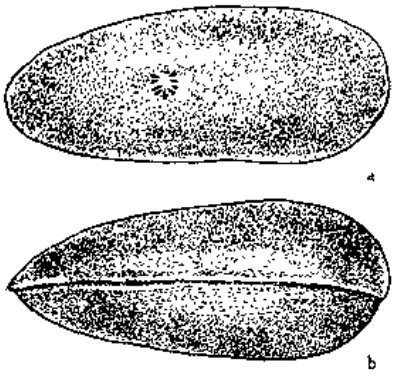


图 15—47 *Darwinula stevensoni* (Brady and Robertson)，×43，a—左视；b—背视

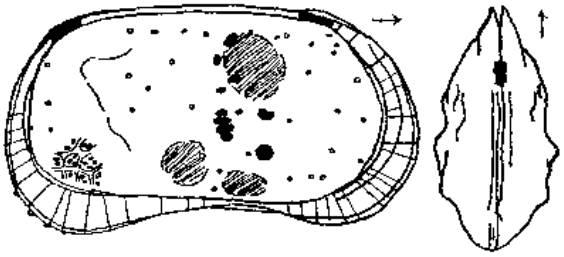


图 15—48 *Limnocythere inopinata* (Baird)，a—左瓣内视，×100，b—背视，×58。

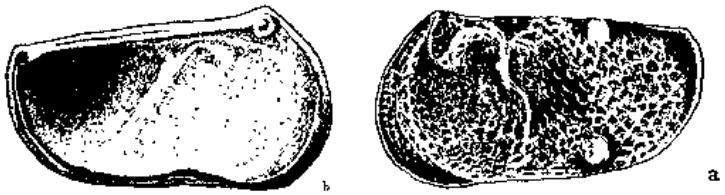


图 15—49 *Chinocythere xinzhenensis* Bojie
a—左视，b—左瓣内视

图 15—50 *Richterina costata* (Richter)，放大，外视

目	超科	O	S	D	C	P	T
Leperditicopida							
Palaeocopida	Beyrichiacea						
	Drepanellacea						
	Hollinacea						
	Kirkbyacea						
	Oepikellacea						
	Primitiopsacea						
	Youngiellacea						
	Kloedenellacea						
	Leperditellacea						
	Paraparchitacea						

图 15—51 豆石介目及古足介目在我国的地史分布

5．丽足介目

Richterina Gürich, 1896

（利希特介）壳圆形至亚纺缍形。有时壳面中央有一凹坑，表面满布细脊，呈同心圆状排列，或与背、腹缘平行排列，凹痕显著，没有沟（图15—50）。泥盆纪至石炭纪。我国分布于广西。

介形虫最早出现于寒武纪，直到现代都有分布。古生代以高肌介目、豆石介目、古足介目最主要，速足介目只出现了某些科的代表，例如土菱子介科(Bairdiidae)、希尔德介科（Healdiidae)、绉勒介科（Thlipsuridae）及卡维尔介科（Cavillinidae）等最发育。高肌介目主要分布于寒武纪，可能延续至奥陶纪的初期。奥陶、志留、泥盆纪则以豆石介目和古足介目为主，至古生代末期，除个别属延续到三叠纪外，豆石介目和古足介目全部绝灭了。中生代介形虫动物群以速足介目占优势。三叠纪时介形虫发现的较少，侏罗、白垩纪和新生代时，介形虫繁盛。中、新生代以金星介科（Cyprididae)、浪花介科(Cytheridae)、小浪花介科（Cytherellidae）和土菱子介科等为重要。丽足介目的介形虫较少，主要分布于古生代。古生代介形虫绝大部分属于海相，最早的非海相介形虫出现于石炭纪，系属达尔文科（Darwinulidae）的代表。

在我国发现的介形虫非常丰富，分布广泛。尤其在我国中、新生代陆相沉积地层中，从三叠系到第三系，介形虫化石大量保

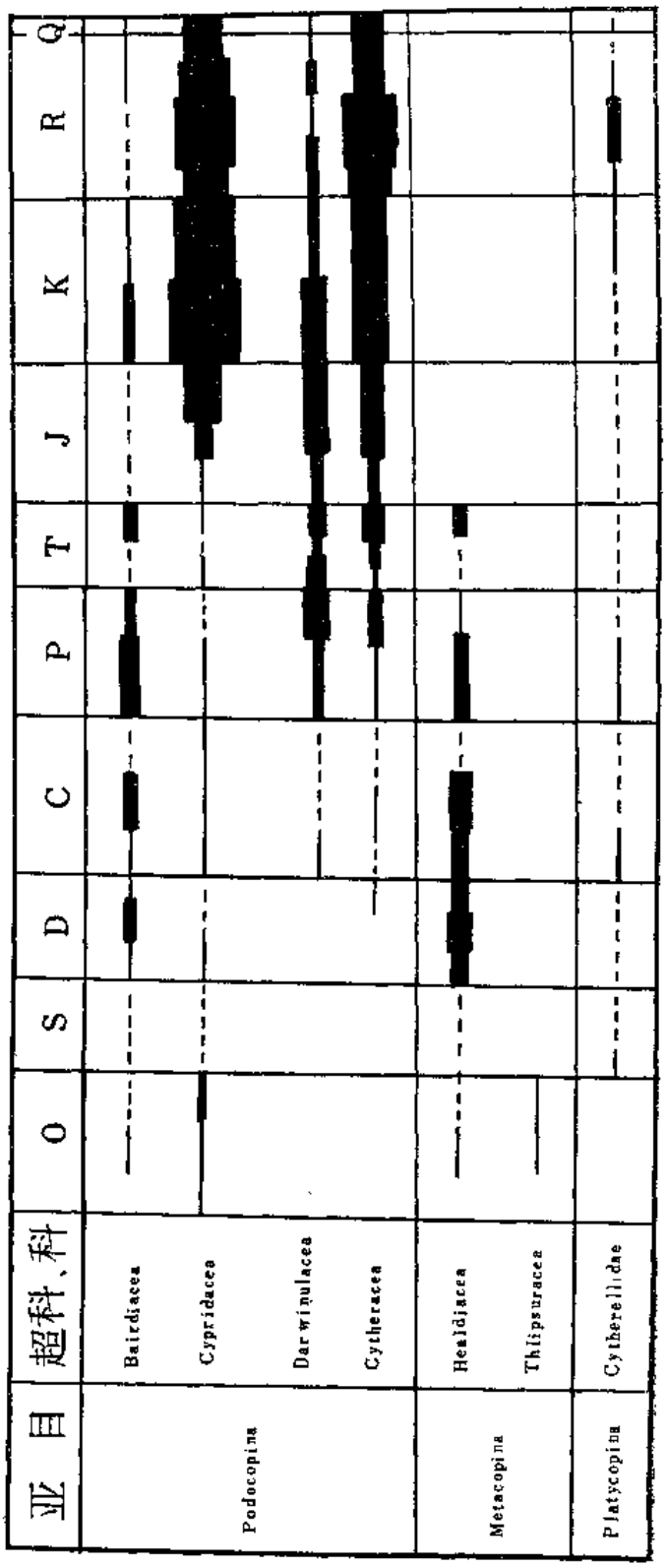


图 15—52　速足介目在我国的地史分布

存，属种丰富，组合类型多，分布范围广，具有一定的规律性。介形虫在地史上的分布，以速足介目的属种、数量最丰富，其次是古足介目和豆石介目，寒武系中高肌介目化石亦相当多，(详见图15—51、15—52)。

五、昆　虫　纲(Insecta)

昆虫是典型的具 3 对足并在空气中呼吸的动物，由于强烈的辐射适应和高度的繁殖能力，可以在不同的气候带中（严寒的极地，酷热的赤道和温暖的温带等）和不同的地理环境中（湖泊、河流、沼泽、草原、沙漠等）找到它们的踪迹，除了可以研究其进化关系之外，还为解决地层划分、对比（特别对煤系地层）和恢复古地理、古气候提供依据。

（一）昆虫的外部构造

昆虫的身躯明显分为头部、胸部和腹部（图15—53）

头部由若干骨片合成，为感觉和取食的中心。有一对复眼、1—3个单眼和 4 对附肢，其中一对为触角，另 3 对是构成口器的上颚、下颚和下唇，由于不同类昆虫和环境适应的结果，产生出不同类型的口器，如咀嚼式，嚼吸式，刺吸式，舐吸式，虹吸式等。

胸部是运动中心，由 3 节组成，称前胸节、中胸节和后胸节，每个胸节各有一对足，在中、后胸节上各生一对翅，分别称为前翅和后翅，有的后翅退化成平衡棒，如双翅目。有的胸节上无翅，如无翅亚纲。

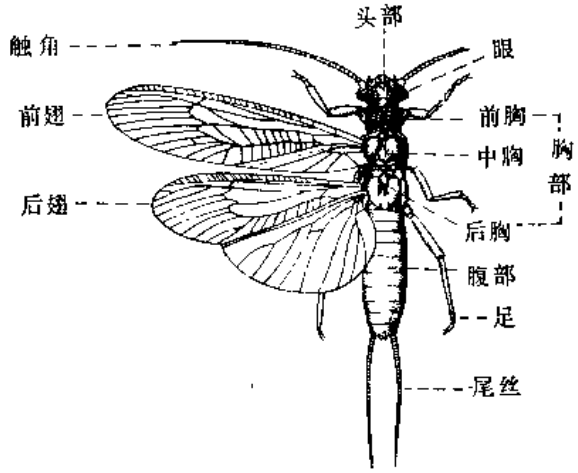


图 15—53　*Perla* sp.

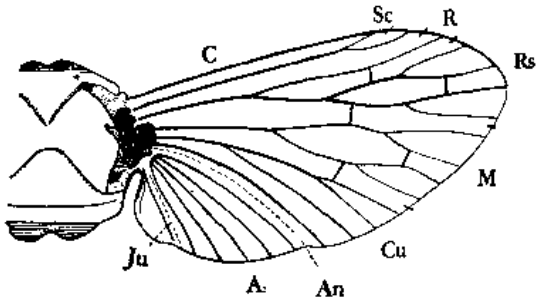


图 15—54　脉序名称

昆虫分类中，翅及其翅脉的特点极为重要。翅的类型差别很大，主要有三类：如蜂类的翅膜质而透明，故称膜翅；蝗虫前翅坚韧似革质用以保护后翅，故称革翅；甲虫的前翅为坚厚的几丁质，不适于飞行而有保护作用，故称鞘翅。翅内分布有一定规律的纵向和横向排列的脉，称脉序（图 15—54）。翅脉中间有管道，是神经及气管之通道，因此翅脉很重要。纵脉主要有 6 条，即前缘脉(C)，亚前缘脉(Sc)，径脉(R)，中脉(M)，肘脉(Cu)，臀脉(A)；此外还有臀褶 (An：肘脉区与臀脉区之间的褶线)，轭域（臀脉区后方之附属物，此物呈瓣状，悬于翅基下）和轭褶(Ju：臀脉区与轭域之间的界线)；翅前缘区缺少脉而色暗的区域称翅痣(Pt)(图15—60)。横脉分布于纵脉之间。

昆虫出现的早期翅向两个方向发展，翅只能作上下拍动，不能褶迭，这类昆虫称古翅式，它们在石炭纪和二叠纪较多，以后较少；有的昆虫在隐蔽、狭窄的地方生活，翅不但能上下和前后运动，并且可以把翅褶迭贴于腹部，这类昆虫称新翅式。由于翅的进化，使其能适应各种复杂环境，故大量繁殖，生存至今。随着新翅式昆虫的演化，又分化出另一支系的昆虫，这类昆虫的翅渐变为几丁质的鞘翅，形成前一对翅为革质，后一对仍为膜质，当褶迭时，革质翅盖于膜质翅之上。有的由于适应了易于觅食而又安全的生活环境，该翅膀不常活动和飞行，使之逐渐硬化、退化或消失，因此从有翅亚纲中派生出无翅的类别来，并一直生存至今。

腹部是新陈代谢和繁殖的中心，内含各种内脏器官；由5—12腹节组成，每节两侧有一对气门；肛门位于末节腹面；腹末通常有一对尾丝，雄虫腹末有交配器，雌虫有产卵器。幼虫腹部有时具附肢，但成虫后即消失。

昆虫的内部构造复杂，且很难保存化石，在此从略。

值得注意的是昆虫的个体发育，从卵至成虫中间要经过复杂的变态，即：卵—幼虫—蛹—成虫，此为全变态；有的从卵变为幼虫后直接变为成虫，此为不全变态；在变态过程中，昆虫的形态生理差别很大，鉴定化石时要注意这种关系。

（二）分类及化石代表

昆虫的种类很多，已描述的种超过100万，占整个动物界的3/4。根据翅的对数、结构，变态类型，口器构造等分为两个亚纲，13个超目，41个目。主要分类如下：

无翅亚纲（Apterygota），泥盆纪至现代。

有翅亚纲（Pterygota），泥盆纪至现代。

古翅次亚纲（Palaeoptera），石炭纪至现代。

1．古网翅超目（Palaeodictyopteroidea），石炭纪至现代。

2．广翅超目（Megasecopteroidea）石炭纪至二叠纪。

3．蜻蜓超目（Odonatoidea），石炭纪至现代。

新翅次亚纲（Neoptera）泥盆纪至现代。

原新翅类（Archaeoneoptera），泥盆纪。

多新翅类（Polyneoptera），石炭纪至现代。

4．蜚蠊超目（Blattopteroidea）石炭纪至现代。

5．积翅超目（Plecopteroidea），中石炭世至现代。

6．直翅超目（Orthopteroidea），晚石炭世至现代。

准新翅类（Paraneoptera），石炭纪至现代。

7．有喙超目（Rhynchota），石炭纪至现代。

8．啮虫超目（Psocopteroidea）二叠纪至现代。

9．缨翅超目（Thysanopteroidea）二叠纪至现代。

寡新翅类（Oligoneoptera）石炭纪至现代。

10．鞘翅超目（Coleopteroidea）二叠纪至现代。

11．脉翅超目（Neuropteroidea）晚石炭世至现代。

12．长翅超目（Mecopteroidea）石炭纪至现代。

13．膜翅超目（Hymenopteroidea）三叠纪至现代。

无翅亚纲（Apterygota）无翅，腹部具附肢的遗痕，变态类型很原始，幼虫与成虫的形态十分相似，如欧洲现代生活着的 *Machilis*（石蛃属）(图 15—55)。此亚纲是昆虫的原始类型，它的许多目与节肢动物的多足超纲接近，有的与昆虫的有翅亚纲有亲缘关系。泥盆纪至现代。

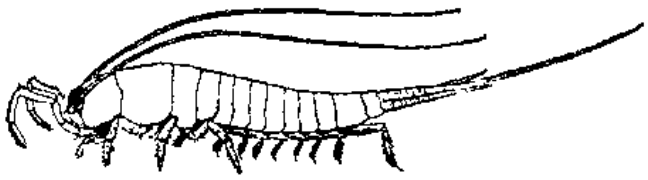


图 15—55 *Machilis sp.* 全貌
×4.5

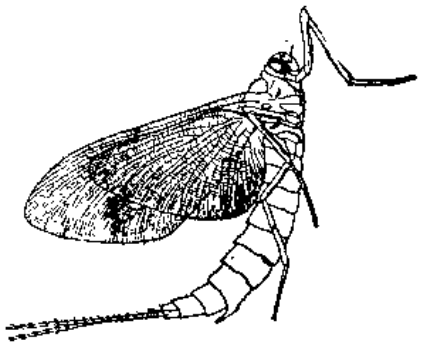


图 15—56 *Ephemeropsis trisetalis* Eichwald. 全貌
×1.4

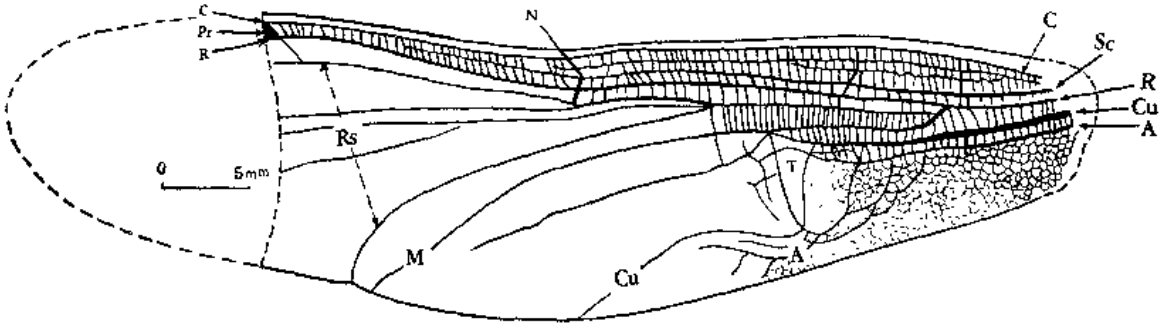


图 15—57 *Sinaeschnidia heishankowensis* Hong. 前翅
×1.7

有翅亚纲（Pterygota）在中胸节和后胸节上，绝大部分有成对的翅，但幼虫和某些翅再次退化的类别中无翅。腹部无附肢的遗痕。变态类型较复杂，从卵到成虫往往要经过上述变态过程。泥盆纪至现代。根据翅的特点分为古翅次亚纲和新翅次亚纲。

1．古翅次亚纲（Palaeoptera） 翅只能上下拍动，在休止时翅直立于身体背面，不能沿身体褶迭，覆盖着腹部，轭褶区不发育，口器咀嚼式或长喙状，变态不完全，缺少蛹的阶段。石炭纪至现代。

Ephemeropsis Eichwald, 1864（拟蜉蝣） 大型，前翅的臀缘较端缘稍长，前肘脉（CuA）强烈弯曲，发出成双不规则的支脉，间插脉和横脉发达，成年个体长度（不包括尾丝）50毫米，前翅长30—45毫米，后翅长 15—25毫米（图 15—56）。幼虫的复眼大，尾丝 3 支，长15—25毫米。晚侏罗世至早白垩世。苏联、蒙古、中国。

Sinaeschnidia Hong, 1965（中国蜓属） 亚前缘脉（Sc）通过结脉（N：近脉中点的前缘脉凹陷，凹顶伸出一粗横脉，称结脉）；亚前缘区有一曲折、分叉、合并的脉；径分脉（Rs）有 5 支脉；三角室（T：中脉和肘脉间的一个三角区域）大且长，中有一曲折的

纵脉分割2排翅室，上方翅室呈蜂房状；肘脉（Cu）、臀脉（A）曲折、分叉。前翅长70毫米，宽17毫米，后翅长70毫米，宽30毫米（图15—57）。早白垩世。中国华北各省，浙江等。

2．新翅次亚纲（Neoptera） 虫体休止时，翅能沿身体迭复，前后翅也彼此部分地重叠，有的还可再次退化失去这种叠复能力，而变成古翅式。翅后部的轭褶（Ju）多发育，口器多样，变态不完全、或完全。泥盆纪至现代。其下分为四类：原新翅类、多新翅类、准新翅类和寡新翅类。

1）原新翅类（Archaeoneoptera）翅三角形、厚而美观，表面为不规则的横褶和小坑，尤以翅的中部最明显，翅的后缘无脉，为密集的褶皱所代。此类的唯一代表是苏联晚泥盆世的*Eopterum* Rohdendorf, 1961（始翅属）（图15—58,1）。

2）多新翅类（Polyneoptera） 翅上有大量的纵脉和横脉，口器为咀嚼式，轭褶（Ju）

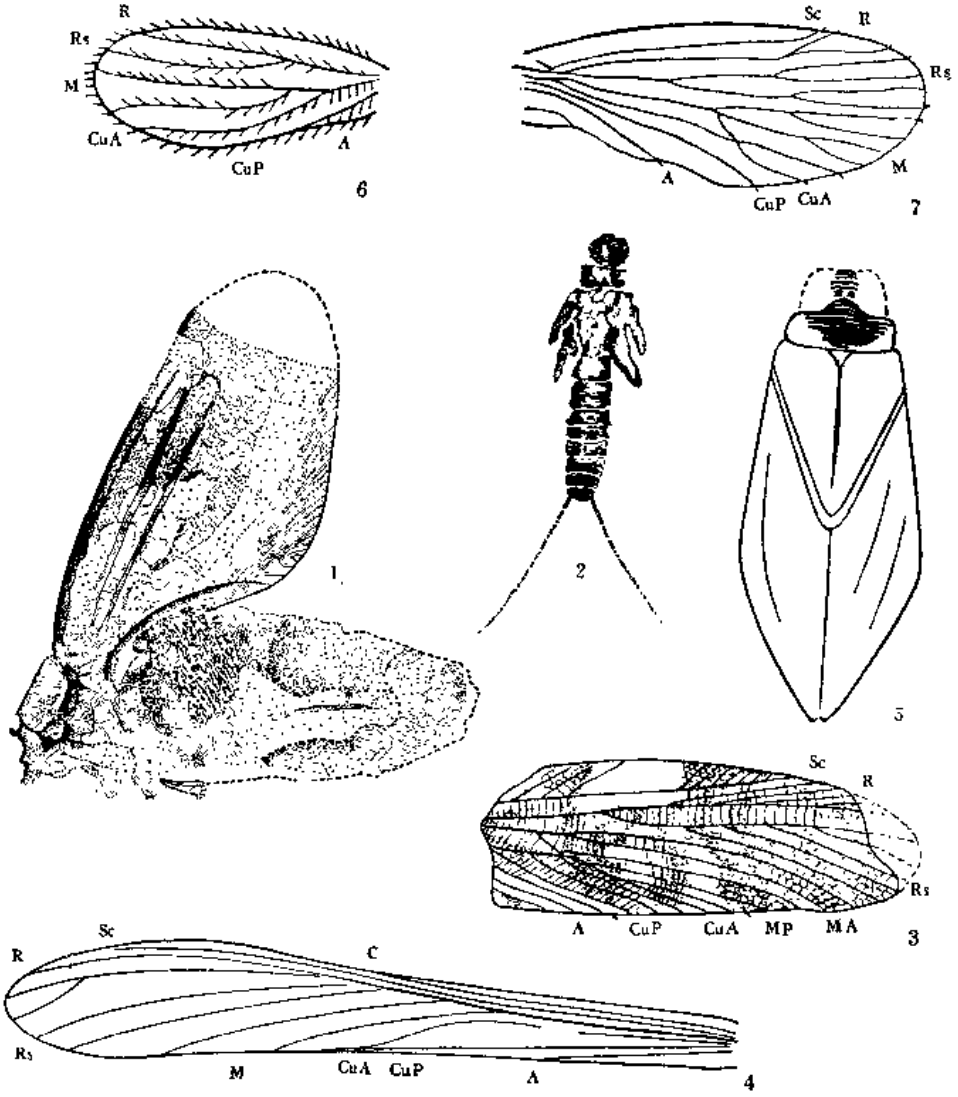


图 15—58 新翅次亚纲昆虫化石属种

1—*Eopterum devonicum* Rohdendorf 侧视，×8；2—*Triassoperla yongrenensis* Lin 背视，×3.1；3—*Sinohagla anthoides* Lin 右前翅，×1.5；4—*Taphacris stenosis* Lin 左前翅，×5.7；5—*Lufengnecta corrugis* Lin 背视，×4.5；6—*Sinopsocus oligovenus* Lin 前翅，×12；7—*Parachorista muris* Lin 前翅，×3.6

不大，变态不完全，缺少蛹的阶段，幼虫与成虫的主要区别在于生殖器官和翅。早石炭世至现代。

Triassoperla Lin, 1977（三叠石蝇属） 头横宽，前胸背板长方形，其前缘和后缘等长，翅芽稍似小刀形，顶部离开身体中线，向外分开，体长 14 毫米（不包括尾丝），腹部共 10节，第10节后具两尾丝（图 15—58,2)。晚三叠世，云南。

Sinohagla Lin, 1965（中国哈格耳属） 亚前缘脉（Sc）直。径脉（R）及其 5 小分支笔直，止于翅前端，但径分脉（Rs）弯曲，分 6 小分支。后中脉（Mp）与肘脉（Cu）以一极小的横脉相连，不相合并。各脉系分支均在翅基部或近于基部，翅顶部纵脉之间的横脉组成二列多角形的网格（图 15—58,3)。早侏罗世，我国内蒙。

Taphacris Scudder, 1890（惊短角蝗属） 前翅的顶部膨大，基部狭小。径脉（R）接近翅的前缘，径脉区呈三角形。中脉（M)二分支。前肘脉(CuA)不分支(图 15—58,4)。老第三纪至新第三纪，美国和我国云南。

3）准新翅类（Paraneoptera） 通常脉序单调。轭褶区中等大小，常具一分叉的轭褶（Ju)。后翅多加宽，且短于前翅。前翅变硬，带有细毛。有的翅退化成无翅的。具刺吸式或咀嚼式口器。变态不完全，缺少蛹的阶段。早石炭世至现代。

Lufengnecta Lin, 1977（禄丰划蝽属） 体呈矛形，头稍小，两复眼大，额部具 6 条横纹。前胸背板前缘圆突，后缘平直，其上具13条横纹，小盾片（中胸背板后缘伸出一个三角形骨片，形状变化极大，长三角形（图15—58.5)。晚三叠世，云南。

Sinopsocus Lin, 1976（中国啮虫属） 前翅近卵圆形，翅长约为翅宽的两倍。亚前缘脉（Sc）缺。径脉（R）直且长，径分脉（Rs）不分支，于翅基部自径脉（R）发出，直且长。中脉（M）和肘脉（Cu）具有极短的共同主干，中脉（M）主干短。前肘脉(CuA)于翅基部分出，具有一不明显的短小的后分支，后分支和后肘脉（Cup）顶点相连。后肘脉（Cup）直。臀脉短小，位于臀角（翅的端缘与后缘的交角）基部。翅脉上均生着毛列（图15—58,6)。中侏罗世，辽宁。

4）寡新翅类（Oligoneoptera） 翅的轭褶区很小，并且一个简单的不分叉的轭褶脉，翅形状和脉序多种多样，口器有咀嚼式、刺吸式、虹吸式等，变态完全，幼虫与成虫在形态、器官等方面的差别极大，大多数比较高等的有翅亚纲属群皆归此类。早石炭世至现代。

Parachorista Lin, 1976（准澳蝎蛉属） 亚前缘脉（Sc）长，止于翅顶，不分支；径脉（R）直，至翅顶稍弯曲，具有一分支；径分脉（Rs）有 4 支；中脉（M）5 支，第 5 中脉歪斜；前肘脉（CuA）不分支，弯曲（图15—58,7)。晚侏罗世，辽宁。

Eosciophila Hong, 1974（始粘蚊属） 雄虫亚前缘脉（Sc）不分支，交第一径室(1r)的径脉上；中脉后支（Mp）和前肘脉（CuA）汇合点在于径中横脉（Rm）正下方；臀脉（A）发达多支；翅披微毛；触角 16节；后足基节粗大（图 15—59)。古新世，中国抚顺煤田琥珀中。

Sinosirex Hong, 1975（中国树蜂属） 体粗大，宽阔；触角丝状，多于 30 节；复眼大，互相靠近；中胸背板缝彼此不相连接；翅痣（Pt）窄、楔形（图15—60)。早白垩世，河北。

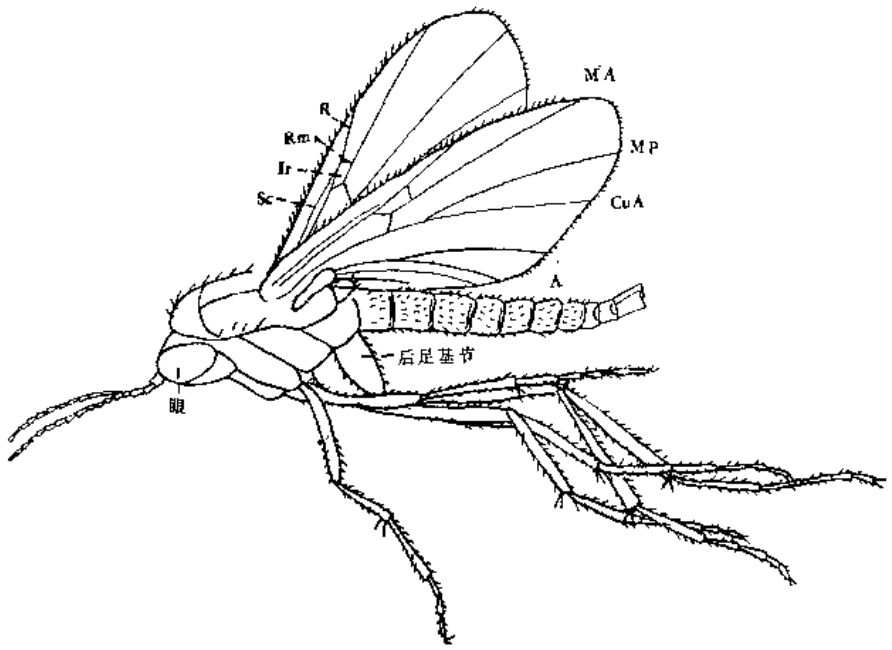


图 15—59 *Eosciophila microtrichodis* Hong 全貌。
×16

（三）昆虫纲的地史分布

最早的昆虫化石发现于泥盆系，根据已知古昆虫的资料，大体上可分为三个繁盛期。

1．石炭—二叠纪繁盛期：这个时期气候温暖、湿润，陆生植物大量繁盛，树林茂密，沼泽广布，极有利于昆虫的发展，同时也是重要的成煤期，在含煤地层（尤其在页岩、泥岩、粉砂岩）中常常发现很多昆虫化石。石炭纪主要以有翅亚纲的古翅式昆虫占统治地位；二叠纪的昆虫较为进化，大部分由不全变态发展为全变态，古翅式昆虫已逐渐趋于衰退或绝灭，新翅式昆虫继之兴起和繁盛。

2．中生代繁盛期（尤其是中三叠世，晚侏罗世—早白垩世）：新翅式昆虫占绝对优势，种类多、变化复杂，基本上已呈现崭新的近代昆虫的面貌，与古生代的古翅式昆虫明显不同。我国中生代陆相地层甚发育，分布广泛，占据东亚古陆的重要部位，目前所发现的昆虫，无论从数量或种类都十分丰富，如著名的“热河生物群”中常见的昆虫化石有 *Ephemeropsis trisetalis* Eichwald（三尾拟蜉蝣），*Coptoclava longipoda* Ping（长肢裂尾蚋），*Mesotendipes gregaria*（群栖中摇蚊），*Clypeostemma xyphidle*（刺盾蝽），*Sinaeschmidia heishankowensis* Hong（黑山沟中国蜓）等，为晚侏罗世至早白垩世的标准化石。

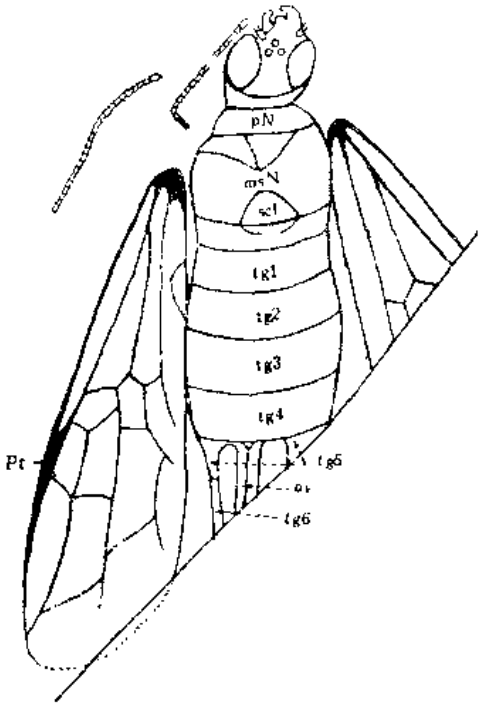


图 15—60 *Sinosirex gigantea* Hong 全貌。×3
pN—前胸背板；msN—中胸背板；scl—小盾片；th1—tg6—第1—6腹节；ov—产卵器。

3．第三纪至近代繁盛期：这时期的昆虫基本上已具近代昆虫的面貌，许多科、属与现代一致，所以地层意义不大，但有的种已绝灭，尚有一定地层价值，如著名的抚顺煤田，始新世琥珀中昆虫种类繁多，大部分是绝灭种，其昆虫化石组合特征对于鉴定相当地层的时代有一定意义。

六、节肢动物的起源问题

节肢动物在现今动物界占统治地位，其起源至少可推至寒武纪以前；虽然不久前在澳大利亚和苏联前寒武纪后期地层中只找到一些可疑的节肢动物痕迹，但是在早寒武世就是构造复杂的三叶虫和古介形虫遍布世界各地的海洋。中寒武世也有可靠的有爪类出现，在寒武纪就如此兴盛的节肢动物，其远祖很可能在前寒武纪的某个时期就从环节动物中分化出来了，只因为数量少和缺少硬壳难于保存化石。我们相信随着地质事业和生物地层工作的发展，终会找到比较肯定的前寒武纪节肢动物化石。

节肢动物来源于环节动物，已经确定无疑，其身体的分节，证明与环节动物有关，但后者只具瘤足，没有分节的节肢，这是两者最基本的区别。我们从中寒武纪有爪类*Aysheaia*（图15—1,5）看到了它们之间的过渡类型，*Aysheaia*具蠕虫形身体，无几丁质外壳，缺少真正的分节，根据附肢分为11段，每段具由小乳头状凸起构成的4个横环，前一对附肢呈触角状，其余为瘤状步足，每个步足尖端具6个爪。

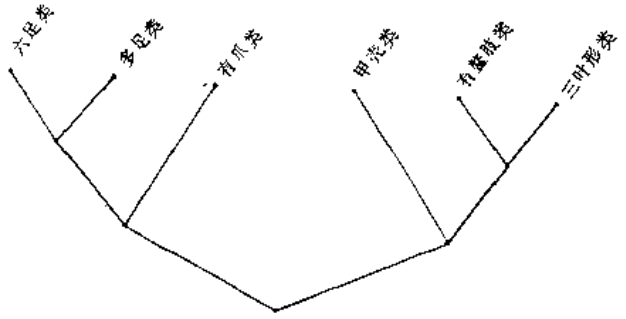


图 15—61　节肢动物六个主要类别的亲缘关系示意图

埃耳德雷格（Eldredge, 1977）提出节肢动物六个主要类别的亲缘关系的假说（图15—61）。

一般认为三叶形类、有螯肢类和甲壳类较之其它节肢动物的关系更为密切，西斯内（Cisne, 1974）引用4个“原始的……进化上是保守的”特征，把它们三者连接起来，即1.原始的多支附肢，2.口器构造特征，3.原始类型的口皆朝后，4.经常广泛分布于头部的消化管腺，这些都是其它节肢动物所没有的。三叶形类的构造更原始些，它和有螯肢类关系最密切，成为最亲密的姊妹类。这多支附肢的三类又与单支附肢类（即六足类，多足类，有爪类）构成比较疏远的姊妹类，同时共同起源于环节动物。然而有人对此持怀疑态度，认为节肢动物的起源是双元的（Cisne, 1974），又有人认为是三元的（Tiegs and Manton, 1858；Manton, 1973），甚至四元的（Schram）。目前尚无更直接证据来支持各自的论点，但“一元论”似乎更科学些，从节肢动物的原始种类推测，只能来源于低等的环节动物，而不会再有别的来源。

第十六章　棘皮动物门[1](Echinodermata)

一、棘皮动物概述

（一）一般特征

棘皮动物包括海参、海星、海胆、海百合等，是今生物中最为繁殖的门类之一。它属于后口动物，可与其他原口无脊椎动物相区别。由于某些棘皮动物的幼虫（如海参纲的幼虫）与脊索动物肠鳃纲的幼虫（如柱头幼虫）很相似，因此有人设想棘皮动物与脊索动物是由共同的祖先演化而来的。同时说明棘皮动物是无脊椎动物中高等类型。

棘皮动物全属海生，或固着或移动生活，从寒武纪开始即保存有化石，现代海中仍丰产，浅水深水都有，尤其在深海里，占生物总量的90%，常成群出现。和它们共生的有原生动物、海绵、环虫、软体动物、节肢动物等。身体表面多具瘤粒及（或）体刺，故名棘皮动物。我国古、中、新生代海相地层中或多或少含有本类化石，其中不少是重要的标准化石。

本门动物在幼虫期两侧对称，成年呈似辐射对称—通常为五辐射。辐射性是次生的，即由于从幼虫过渡到固着或很少移动的生活方式之必然结果（图16—1）。其中胚层分泌钙质骨片（夢板、腕板、茎板），骨片常合并为一完整的硬壳。这是真内骨骼（来源于中胚层），而其它无脊椎类别如果分泌硬体物质的话，则仅系由外胚层分泌的外骨骼，即外壳或零散骨针。骨片多排成五个辐射带，壳形不一，呈球形、梨形、心形、星形、瓶形、花蕾形等。壳内体腔宽阔，其中为各种内脏，包括与外界相通的极复杂的“水管系统”或步带系，后者末梢的管足司运动、取食、感觉、呼吸和造穴等功能（见图16—24海胆的基本构造）。

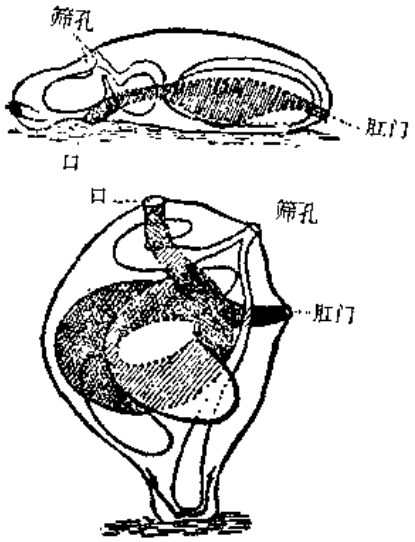


图 16—1　棘皮动物幼虫的两个发育阶段

（二）分类

棘皮动物可根据其生活方式—固定或移动[2]，分为定居的有茎亚门（Pelmatozoa）及移动的无茎亚门（Eleutherozoa），每个亚门又根据身体各部结构特点分为如下若干纲（图16—2）。

---

[1] 本门约近2万种（现代与化石合计）仅占动物界所有种之2%弱，5000多种为现代种，大量种已灭绝，以海百合类及海胆最为明显，如海百合化石种与现存种之比为6:1，海胆同一比例为8:1。

[2] 费尔（Fell, 1967）认为棘皮动物壳体对称模式反映水管系统的两种不同的生长梯度—(1)纵向（径向）生长如海胆、海参和(2)辐射生长，如海百合、海星。这种不同生长梯度是指明棘皮动物亲缘关系更为可靠的根据，因此建议分本门为四个亚门：海胆亚门（Echinozoa）、海扁果亚门（Homalozoa）、海百合亚门（Crinozoa）、海星亚门（Asterozoa）。为了简便本书沿用两个亚门的分法。

1．有茎或固着亚门　固着定居生活，至少在个体生活史上有一个时期，尤其少年期，是以茎固着生长的。身体分茎（柄）、萼及腕三部（海座星类除外，仅有萼部）。主要分四纲：

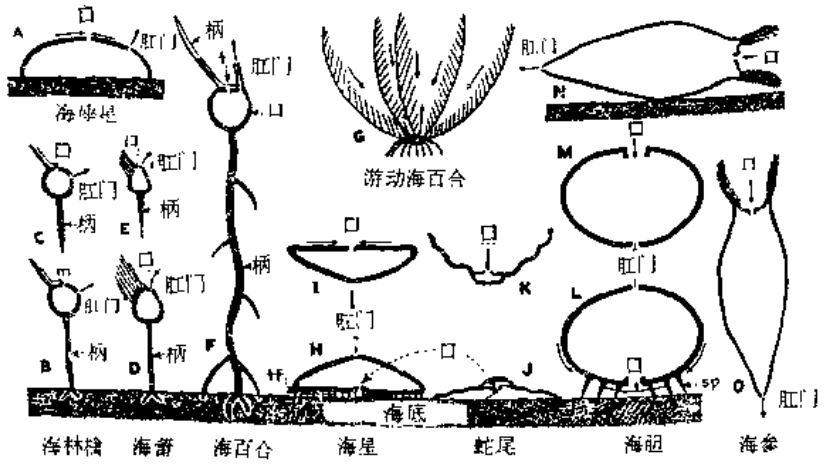


图 16—2　棘皮动物的生活方式

棘皮动物主要各纲特征的比较表　　表 16—1

类　别	壳体特征	食 物 沟	腕	萼板排列	萼板性质	时　代
海百合纲	分茎、萼、腕三部	沟在腕上，很长	极发育，分枝±羽枝	萼板规则，单环或双环	无孔	ϵ—Rec. 我国ϵ—J
海林檎纲	同上，但茎、腕均短	腕短，沟主要保存在萼顶面	短，不分叉	板多，排列多不规则	具单孔、双孔，孔麦成棉孔菱	?ϵ—D，而以O—S为主
海蕾纲	茎、萼、羽枝	沟在辐板上	羽枝多不保存为化石	板少，排列整齐	辐板两侧，有水管小孔两排	S—P （我国D—C）
海座星纲	仅有萼部	沟位于壳体上半	无	板多，大小不一，排列整齐	步带板具底板孔（即管足孔）	ϵ_1—C_1，国内未见
海胆纲	壳体表面具刺（大小不一）	沟在壳面成排，且位于管足之间	无	排列整齐，分步带及间步带	步带板具成对管足孔	O—Rec. 我国C—P，K较多
海星纲	体盘及腕具刺、小瘤	沟在腕上	腕板多	排列整齐	步带板上有管足孔	奥陶纪晚期已现，J—K为多，湖北西部见于S
蛇尾纲	体盘限于体盘，腕细小	沟在腕上	腕板平列	不甚整齐	板上无孔	O—Rec.，我国D. T. J
海参纲	无完整硬壳	无	无	无萼板	无	O—Rec.，国内未见报道

海林檎纲（Cystoidea） 奥陶纪至泥盆纪(奥陶纪至志留纪尤多)，我国西南滇、黔等省较多。

海蕾纲（Blastoidea） 志留纪至二叠纪，国内仅有个别代表。

海百合纲（Crinoidea） 古生代至现代，国内化石较多。

海座星纲（Edrioasteroidea） 寒武纪至早石炭世，国内尚未发现。

2．无茎亚门 自幼年至成年均营自由移动生活，可分四纲：

海胆纲（Echinoidea） 古生代至现代，国内西藏中生代有不少完整化石代表,其它各省的不少时代都有零散骨片化石报道。

海星纲（Asteroidea） 奥陶纪至现代，国内仅有个别代表。

蛇尾纲（Ophiuroidea） 奥陶纪至现代，国内（贵州、广东、陕西）三叠纪（福建）二叠纪海相地层中曾有过报道。

海参纲（Holothuroidea） 古生代至现代，完整化石少，而零散骨针、骨片却不少，然而国内很少发现。

以上各纲主要区别见表16—1。

二、海林檎纲(Cystoidea)

（一）特征及壳体构造

本纲属比较原始的有茎类，其真正代表出现于早奥陶世，延续发展到晚泥盆世，而以奥陶纪和志留纪最为发达，在我国西南它算是比较重要的海相化石。外形如林檎果，故名海林檎。萼形状不一，为卵形、袋形、瓶形、球形、圆筒形等（图16—3），由许多排列不规则的多边形萼板所组成（图 16—4）。板至少 13 块，多至 100 块以上。口孔位于腹方中央或近中央处，时或复以小板。从口孔辐射出二条或多条简单的或分叉的食物沟，有的沟上面盖着小板。腕不大发育，有时全缺。具腕的属种，其腕从食物沟的远端伸出；腕不分叉，具单列板或双列板，其腹面有沟，上盖小板。口的下方不远处，常有一个小的筛板。

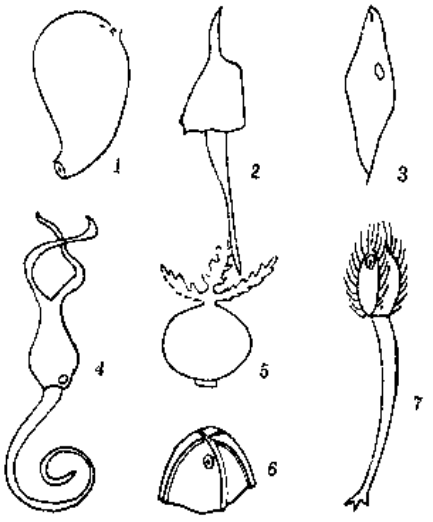


图 16—3 海林檎外形

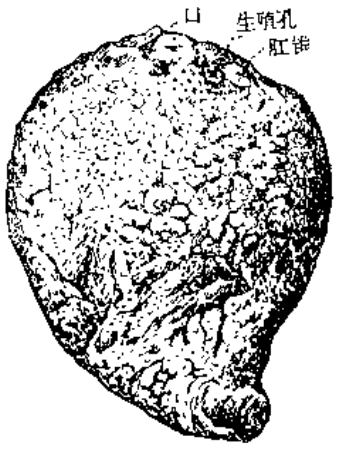


图 16—4 *Sinocystis loczyi* Reed
（劳齐中国海林檎）× 1

肛孔则更在筛板以下，离口愈远，且常复以花瓣形板称为肛锥。茎短，有的完全缺失（图16—4、5）。

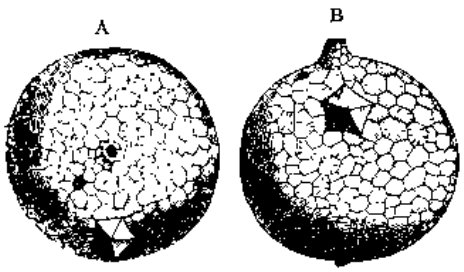


图 16—5 *Echinosphaerites*
（刺海林檎）×1
A—口视；B—侧视

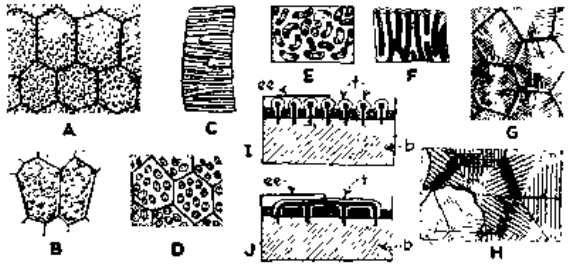


图 16—6 海林檎的板孔类型
A—萼板表面示双孔及单孔；B—萼板表面示单孔；C—萼板纵切示水管；D、E—萼板表面示双孔；F—萼板横切示双管延伸情况；G，H—孔菱；I—横切孔菱水管，并平行于两板接触面的萼板横切面；J—平行于最长水管的萼板纵切面

海林檎最突出的特点是其萼板上具有小孔，小孔约可分为下列几种：（1）单孔；（2）双孔；（3）孔菱—水孔排成菱形，出现在两块萼板接合线的两侧。菱形对边小孔由小直水管通连起来，但小管多数隐伏萼板内，从标本切面始能看到（图16—6）；（4）栉孔菱—和孔菱相似，但水管部分地露出板面，形如栉故名。以上种种推想是水管系统的一部分，司采食与呼吸两种功能。

（二）海林檎分类及化石代表

根据萼板的小孔类型、对称程度，本纲可分为两目：

1．孔菱目（Rhombifera）食物沟（步带沟）为辐射对称，有时萼板也呈现对称；食物沟延续到羽枝上；萼板多少起褶皱，且有孔菱。奥陶纪—泥盆纪。

Echinosphaerites Wahlenberg, 1818（刺海林檎）萼近球形，具短茎。多边形萼板极多，具孔菱。口在腹面中央，肛锥在其下方。生殖孔和水孔位于口及肛孔之间，稍偏一侧（图16—5）。云南西部，早奥陶世。

2．双孔目（Diploporita）食物沟自口外伸，其附近萼板呈辐射对称，食物沟经过若干萼板，连接羽枝。萼板表面可有褶皱且具双孔。奥陶纪。

Sinocystis Reed, 1917（中国海林檎）口孔直，裂隙状，两端分叉，全复以两行小口板。水孔也呈裂隙状，位于前边，多与口部平行。肛孔六边形，复以6片肛板（形成肛锥），位水孔之下。生殖孔小，圆形，在肛门附近（图16—4）。云南西部早奥陶世。

图 16—7 *Ovacystis*
（椭圆海林檎）×0.5

Ovacystis Reed, 1917（椭圆海林檎）卵形，具短茎，萼板极多（六边或多边形）；板面具许多隆起。腹面有不规则的浅食物沟（图16—7）。云南西部早奥陶世。

三、海蕾纲(Blastoidea)

（一）基本构造

海蕾是古生代浅海的有柄棘皮动物，一般由茎、萼、羽枝三部

组成（图16—8），少数无柄而以萼部直接附着。萼部腹方中央为口，从口放射5个步带（食物沟），分布于剑板表面，旁有侧板。生活时步带两侧附着由小板组成的羽枝，食物沟即沿羽枝尖端延伸达于口部，沟上覆以小板。萼多由13块板组成，排为三环，由下而上，第一环有3个底板—两大一小；大板由原生5个板的4个合并而成。第二环5个辐板或称步带板。第三环5个三棱板，间辐地排列（图16—8）。

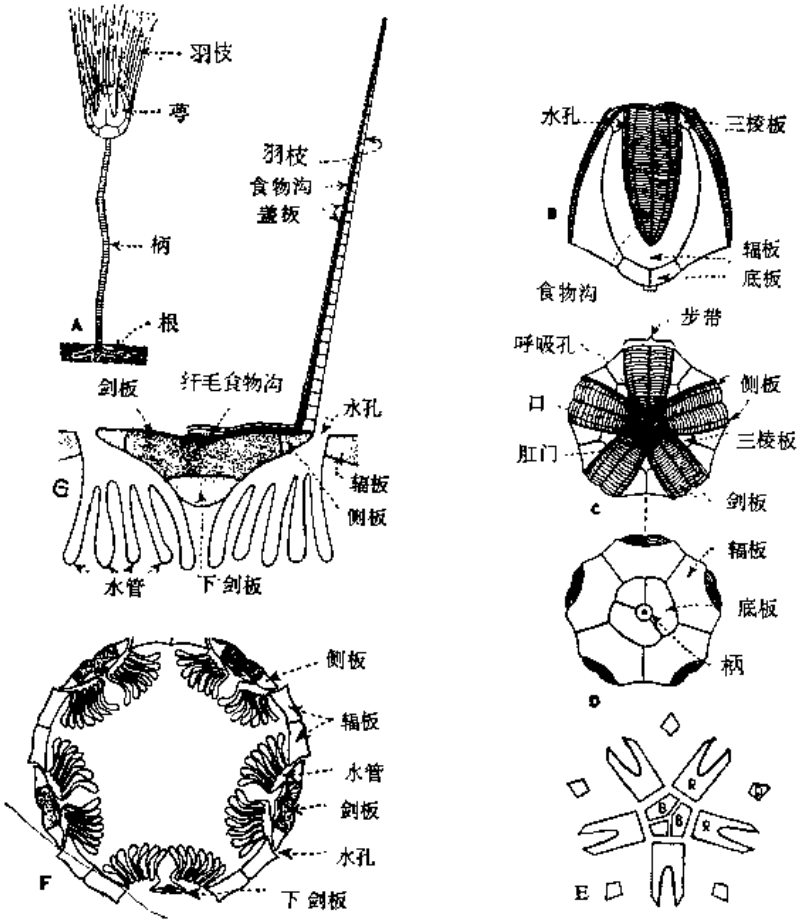


图 16—8 *Pentremites*

（五角海蕾）外形（A）及结构（B—G）

B—侧视；C—口视；D—底视；E—萼板展开式；F—萼部横切；G—辐板附近横切

口周围有5个小圆孔或椭圆孔，称排水（呼吸）孔，是水管的出口；但其中之一较大，同时当肛孔用。排水（呼吸）孔有的中间分隔，不同属种可有不同数目的呼吸孔（图16—8.C）。

水管是一种运水器官，它连通位于侧板旁的水孔及其它沟道而成导水系统。海水经过辐板侧水孔进入水管，携带废物而将其排出肛孔之外。水管平行于步带板，外露，如*Codaster* M'coy, 1849（铃海蕾）或隐伏于顶板之下，如 *Pentremites*（五角海蕾）（图16—8）。

（二）分类及化石代表

根据水管构造特征即是否具水管裂缝、小水孔或排水孔，本纲可分为两目：

1）外水管目（Fissiculata）水管全部或部分外露，如上述铃海蕾。

2）内水管目（Spiraculata）具水孔、排水孔等，水管隐伏，如五角海蕾。

海蕾出现于志留纪至二叠纪，但国内仅见于泥盆纪及早石炭世，均属内水管目。黑龙江密山泥盆系中发现 *Devonoblastus* Reimann（泥盆海蕾）（图16—9）—具条带状而非花瓣状步带。贵州独山下石炭统找到 *Mesoblastus* Etheridge et Carpenter，（中海蕾）—萼近球形，具花瓣状步带，排水孔 10 个（图 16—10）。

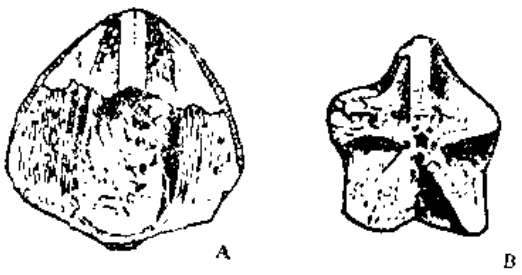


图 16—9 *Devonoblastus*
（泥盆海蕾）A—侧视，B—顶视

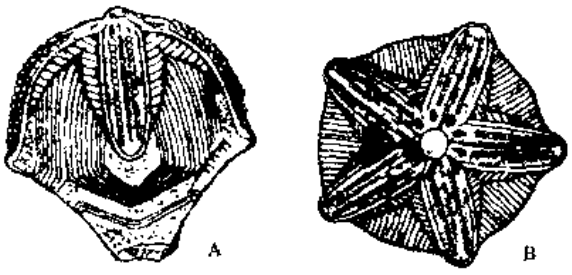


图 16—10 *Mesoblastus*
（中海蕾A—侧视，B—顶视

四、海百合纲(Crinoidea)

本纲是海生有柄棘皮类的典型代表，结构最为完整，外形如百合花故名。地史上几度（石炭纪和三叠纪）繁盛，现代仍有 800 多种，化石种与现代种比例为5000:800+，即>6:1。整个棘皮动物门中海百合占三分之一，可见其重要。现代海百 合见于 各大洋的各种深度，从潮汐带至深海带都有，群居，喜清澈海水，特别繁殖于珊瑚礁间。地层中海百合化石有时零星散见，而有时是生物礁的主要成员，说明地史上海百合具有类似现代海百合的生态。

（一）海百合的硬体构造

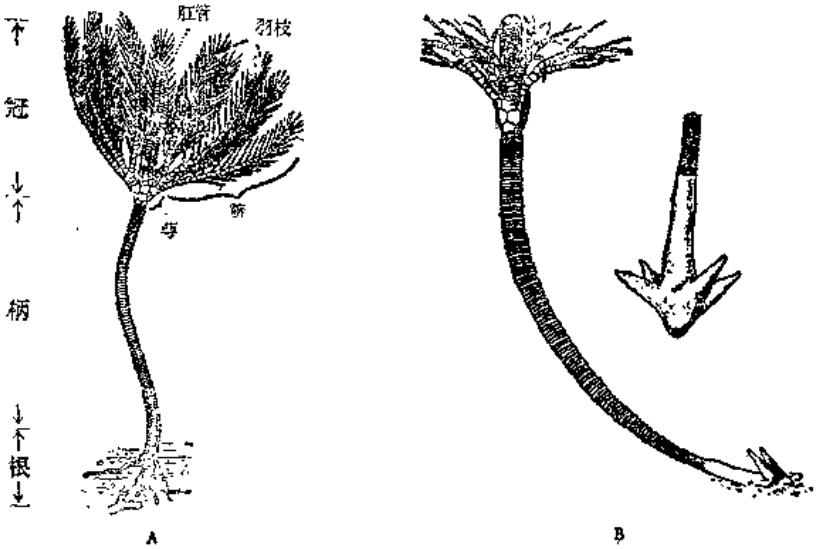


图 16—11 海百合外形
A—以根附着海底，B—以锚状根附着

海百合硬体分冠（萼＋腕）、茎、根三部，均分别由许多小板组成（图16—11）。

茎长短不一，长可达数米，由一系列钙质茎环连接而成。茎环圆、椭圆或多边形。茎环中央穿孔，孔圆、方形，五角等不一，原为部分软体（包括神经系统）所填充。茎环上下两面呈放射细沟纹，原为肌肉纤丝（2—5条）附着处。地层中发现的茎环或仍连续接成长茎，或分散保留着（图16—12）。茎底部有时生根，或呈锚状，用以固着海底(图16—11)。

萼是保护软体的主要部分，形似花萼。一般讲，低级的萼由底板及辐板各5块组成；但底板也可减为3块，而辐板之上可有更多的板（如腕板，同样居辐射位置）。或在底板下方，增加一圈内底板。无内底板的萼叫单环海百合，有内底板的叫双环海百合。底板居

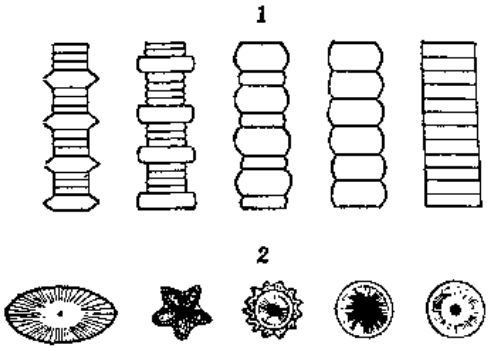


图 16—12 海百合茎的构造
上排：茎环连接形态；下排：单个茎环顶视

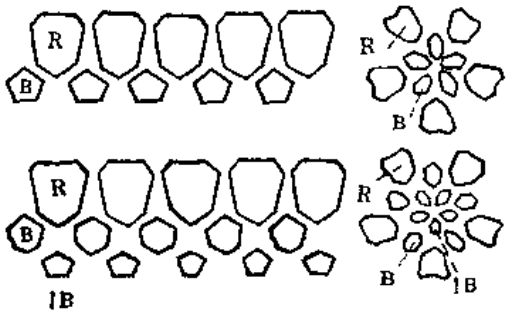


图 16—13 单环海百合（上）及双环海百合（下）萼板的排列展开图
R—辐板；B—底板；IB—内底板

“间辐”的位置，内底板则居辐射位置（图16—12）。

辐射板一环上，有时多插入一个肛板，此板上无腕基，有别于其它辐板。有时肛板上发育着由许多小板组成的肛管（图16—14）。

萼的腹面，即口方，或具萼盖或无。萼盖形似帐幕张挂于五腕之间、辐板及口部之上。无萼盖的海百合，其口方裸露。

腕一由许多腕板组成，位于辐板上，单列或双列（图16—15）。腕分叉或不分叉；分叉情况又有所不同，有均分的，也有非均分的,更有呈羽枝的（图16—16）。

海百合的定向—海百合萼部顶面口方为腹面，底面近茎处为背面；肛门在后方间辐位置，其相对的辐板表示前方。顶底前后确定之后，标本观察者的左右方就是标本的左右方。

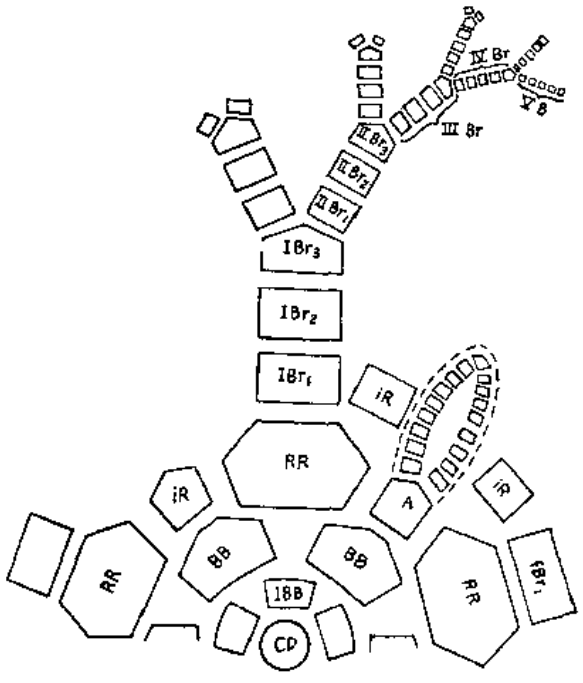


图 16—14 海百合萼部展开式表示一部分板的排列
CD—背中板；IBB—内底板；BB—底板；RR—辐板；iR—间辐板；A—肛板，其上为肛管；IBr—一级腕板；IIBr—二级腕板，余类推

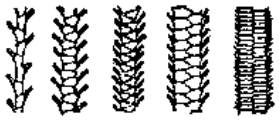


图 16—15 海百合腕的变化
自左方单列变为右方双列

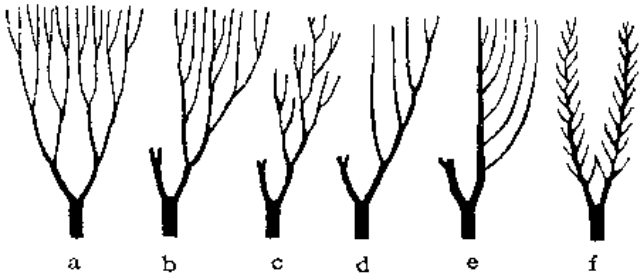


图 16—16 海百合腕板的分叉方式
a—均分式；b—f—非均分式

（二）分类及化石代表

海百合可根据下列各特征加以分类：（1）萼的构造—单环或双环；（2）腕的构造；（3）间辐板及间腕板的数目和排列；（4）萼后方的构造；（5）萼盖的性质；（6）茎及附着器官的特点。据此，一般可分 4 亚纲和13目；本章仅介绍 4 个亚纲的特征和我国的一些实例。

1．游离海百合亚纲（Inadunata）单环或双环；萼板接触紧密；口不外露，食物沟（步带）位于萼盖表面；腕一般不与辐板结成萼部，羽枝或有或无。早奥陶世至晚二叠世。

Pisocrinus de Koninck, 1858（豆海百合）萼小，单环，由 5 个底板（BB）、5 个辐板（RR）和一个辐肛板（RA）组成。这些板的大小不一，形状各异（图 16—17）。曾见于四川广元中志留世地层。

2．圆顶海百合亚纲（Camerata）萼单环或双环，由下部腕板（BrBr）、间腕板（IBr-Br）、间辐板（IRR）、辐板（RR）、底板（BB）等组成，坚固，具萼盖；口及步带均不外露，常具肛管，腕单列或双列；有羽枝。中奥陶世至晚二叠世。

Cupressocrinites Goldfuss, 1831（松球海百合） 萼双环，由内底板、底板及辐板各 5 块组成，无肛板。萼盆形，萼盖平；茎近四方形，除中央孔外，还有 4 个小孔（均为

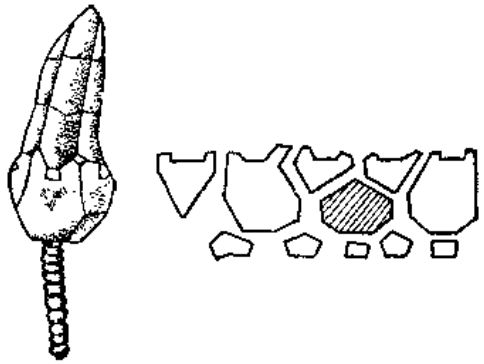


图 16—17 *Pisocrinus*
（豆海百合）左—全貌侧视；右—萼板展开图

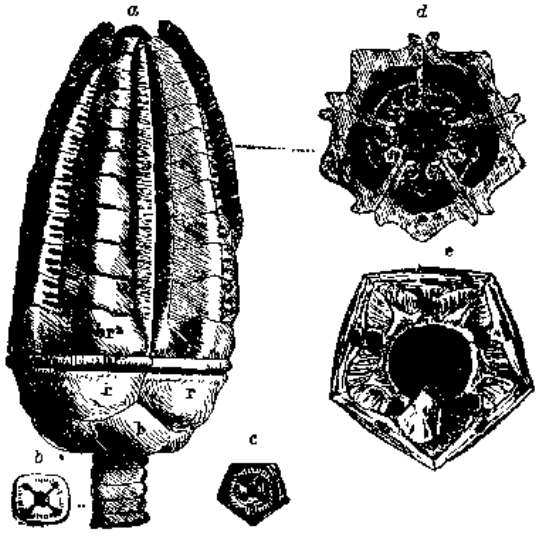


图 16—18 *Cupressocrinites crassus* Goldf
（厚松球海百合）b—茎环正视；c—内底板愈合；d—萼内部顶视；e—腕部横切

体腔的分支)；腕5，单列，紧凑排列（图16—18)。云南婆兮中泥盆世。

Sinocrinus Tien, 1926（中国海百合）萼双环，由15块板组成，无肛板；圆形；茎环面具放射条纹（图16—19)。河北井陉晚石炭世地层。

3．可曲海百合亚纲（Flexibilia）双环海百合，下部腕板与萼结合，但不甚坚固。萼板为RR、BB、3IBB、XX组成，即内底板3块，2大、1小，小板位于右后辐，底板及辐板各5，另有肛板；萼盖柔曲，食物沟及口均外露；无肛管。因萼板彼此斜交，萼大体是柔曲的，故名。腕板单列，无羽枝；茎环圆形。中奥陶世至晚二叠世。

国内研究不详，未见报道。

4．关节海百合亚纲（Articulata）萼板双环，一般趋向于变小，结合，故萼小。虽然仍由RR（辐板)、BB（底板）及IBB（内底板）组成。内底板5—1。板以关节结合，故名。萼盖柔曲，口及食物沟外露于萼盖上，萼板大小不一；不少属具茎，但大多数在成年期无茎；腕板单至双列，其下部与辐板关节结合；茎横切面或圆或五边（花瓣）形。三叠纪至现代。

Encrinus Schulze, 1756（石莲） 形似莲花，萼短，背部微内凹。内底板（IBB）5、极小，底板（BB）5、较大，辐板(RR)5、最大；无肛板。腕10个，始部腕板单列，上部双列，具羽枝。茎圆，茎环面具放射条纹（图16—20)。亚洲、欧洲，二叠纪至三叠纪，我国滇、黔的中三叠统中发现不少。

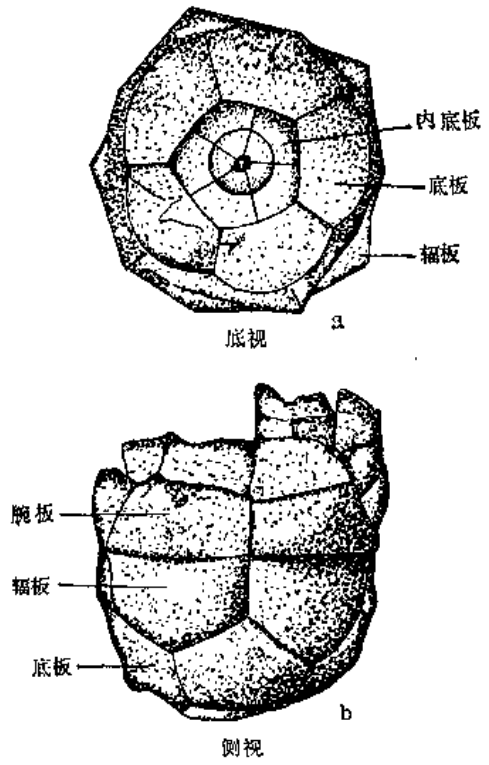


图 16—19 *Sinocrinus micragranulosus* Tien（微粒中国海百合）C_3

图 16—20 *Encrinus liliformis* Miller（石莲）T_2

Pentacrinus Blumenbach, 1804（五角海百合） 萼小，双环，内底板（IBB）不显著，底板（BB)，辐板（RR）各5块；腕板发育，二分叉多次，至顶端且有羽状分支；茎长有时可达数米，由许多五边形茎环组成，茎上长着不少须支(图16—21)。二叠纪至早白垩世；广东早侏罗世曾有发现。

Traumatocrinus Wöhrmann, 1889（创孔海百合） 冠椭圆，底窄；萼碗状，由内

底板（IBB）5(？)、底板（BB）5、辐板（RR）5、主腕板（PBrBr）10及间腕板(IBr-Br）多个组成；此外，次间腕板（ISBrBr）或有或无；腕20，双列，具羽枝及腋下节和刺；口位萼盖之下，茎横切圆，除根部外无须根；轴腔圆窄（图16—22）。三叠纪（贵州中三叠世）。

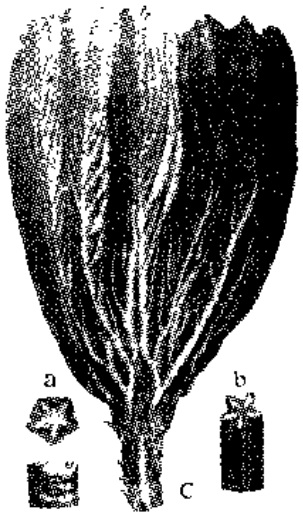


图 16—21 五角海百合数种

c—*Pentacrinus fossilis* Blumenb. J_1 a—*P. subungularis* Miller J_3, b—*P. basaltiformis* Miller J_2

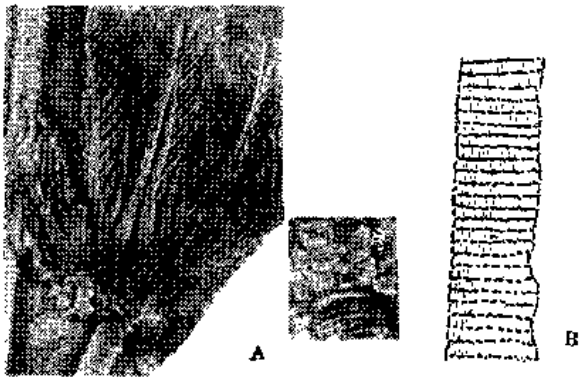


图 16—22 *Traumatocrinus*

A—*Traumatocrinus hsui* Mu贵州西部，T_2，×1/3；
B—*Traumatocrinus uniformis*贵州西部T_2，×1

（三）零散茎环的分类

零散茎环散见于古、中、新生代海相层中，根据茎环形状、茎环之间接触面性质，茎孔宽窄及轮廓以及纵向构造的变化等特征可分4种组合：

第一组 五射茎环组（Pentameri） 每个茎环由5小部分组成，见于游离海百合、圆顶海百合和关节海百合亚纲的若干属。

第二组 椭圆茎环组（Elliptici） 椭圆茎环包括关节面呈椭圆形的四方形茎环，见于圆顶海百合和关节海百合亚纲的若干属。

第三组 圆茎环组（Cyclici） 圆柱状茎，见于所有海百合亚纲的若干属。

第四组 特殊茎环组（Varii） 有别于以上三组的茎环，见于游离海百合、圆顶海百合和可曲海百合亚纲的若干属。

以上海百合茎环组别的地层分布，可供地层对比之用。

（四）海百合的演化及地史分布概况

早奥陶世时游离海百合亚纲的一个目出现。中奥陶世开始有可曲海百合和圆顶海百合两亚纲的最早代表，但它们和游离亚纲的演化关系尚未确定。从种的数量看，古生代时可曲海百合属种最少。志留纪至下石炭世圆顶海百合种占居首位。一个演化趋势是萼板、腕板和间腕板中不少板逐步融合、上移、缩小甚或消失。腕可以分叉或不分叉，不分叉即可反映原始状态，也可显示简化的结果。古生代海百合中有许多属种具有均分或异分的腕，也有不少具羽枝的腕。从均分到异分和从无羽枝到具羽枝都是腕的演化趋势。

萼板形状多种多样，可呈多边形或楔形，面其排列形式可有单列或双列之别。一般认为多边单列组合属原始低级类型，然而这种组合方式在可曲海百合和一些圆顶海百合中继

续保存。楔形双列组合随着自由腕的演化而出现。两种组合的更替还伴随着羽枝的发展，显示采食功能的增进。

古生代三个海百合亚纲按其种数相对丰度（Ⅰ最多，Ⅱ次之，Ⅲ最少）对比如下表（表16—2）。

古生代海百合丰度变化　　表 16—2

奥陶纪	志留纪至早石炭世	中石炭世至二叠纪末
Ⅰ游离海百合亚纲	Ⅰ圆顶海百合亚纲	Ⅰ游离海百合亚纲
Ⅱ圆顶海百合亚纲	Ⅱ游离海百合亚纲	Ⅱ可曲海百合亚纲
Ⅲ可曲海百合亚纲	Ⅲ可曲海百合亚纲	Ⅲ圆顶海百合亚纲

古生代海百合全部绝灭之后，继起的是中生代的关节海百合亚纲，其中三叠纪石莲大量繁殖；侏罗纪仍有若干同目代表，白垩纪有 200 多种，具茎或无茎，后者较多。无茎海百合自由活动，分布广泛，例如*Marsupites*（袋海百合）分布于亚洲（印度）、欧洲、北美、澳洲和非洲。关节海百合亚纲的一些属种出现于新生代，现代海洋中仍有 700 余种。现代印度—太平洋是关节海百合繁盛区，居群稠密，生态适应多样—浅海、深海，固着、游泳，均有代表。但大体讲，古生代和中生代海百合大都属浅海底栖动物（少数浮游），现代代表则多移居较深海域。

五、海胆纲(Echinoidea)

海胆是海生自由移动的棘皮动物，化石与现代代表共约有 5800 种，其中化石种约为现代种的 6 倍（5000:850）。

（一）胆壳的形状及构造

胆壳球形、椭圆形、圆盘形；由钙质骨板紧密结合而成，且全为中胚层所分泌，故属内骨骼。壳外面常覆盖着能动的、大小不一的刺。壳体骨板大多数呈辐射对称，但少数两侧对称。

胆壳可分冠部、口围、顶系和肛围。冠部是胆壳剥皮后，由步带以及间辐带（或间步带）各 5 条组成，共有腹（口方）背（肛方）向壳板 10 条。每条步带可各有 2 —20排板，间步带则有 1 —14 排板。步带板上有小孔，位于内部放射水管之上，为水管末稍（管足）通过之处。间步带无孔，位于内部生殖腺及肝脏各部之上（图 16—23、24）。

中生代（*Tetxacidaris* 除外）、新生代和现代的海胆，其步带与间步带各具骨板 2 排；间步带板往往为单板，步带板则有单板与复板之别，后者每板原来是由两个以上的小板组成的（图 16—26）。古生代海胆的骨板数多少不一，间步带板 1 —14 排，步带板 2 —20 排。

口围圆形至多边形，由许多小板及薄皮层组成，位于口面（腹面）中央，或移至前方。口围中有时可见咀嚼器（图16—24）。

肛围位于肛门周围、顶系以内，也由小板及薄皮层组成（图 16—23）。

顶系位于肛围之外，由眼板及生殖板各 5 块组成（图 16—23）。眼板较小，其上有能

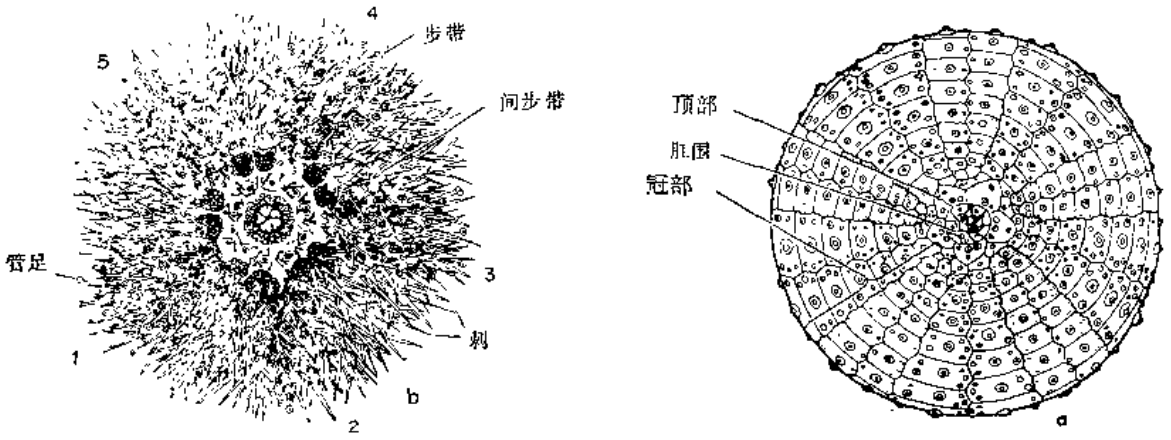


图 16—23　海胆形态及基本构造

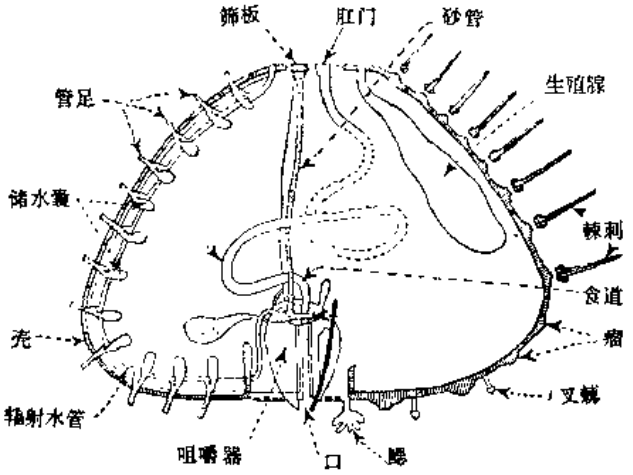


图 16—24　现代海胆*Echinus*口、肛向切面，示基本构造

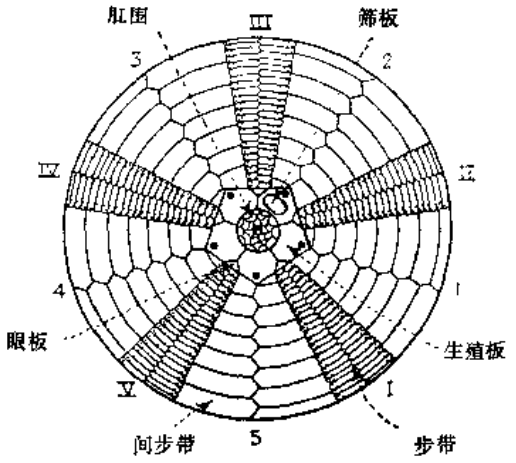


图 16—25　规则海胆胆壳背视模式图示骨板排列和构造

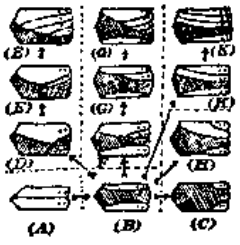


图 16—26　海胆复板的形成

感光小孔。生殖板较大（其上有生殖孔），其一兼为筛板。

（二）海胆纲分类及化石代表

最简单的分类根据口、肛对立与否，分为规则（或正形）海胆亚纲（Regularia），其特点是口肛对立和不规则（或歪形）海胆亚纲（Irregularia），其特点是口肛不对立。

规则（正形）海胆化石代表：

Cidaris Leske, 1778（头帕海胆）　球形，步带和间步带上各具骨板 2 排。步带呈波纹状或直。间步带板饰以大瘤 2 排，瘤上连接着大棘一棘形不一，有圆柱形、纺缍形、棱形等（图 16—27）。三叠纪至现代。

Melonechinus Meek et Worthen, 1860（瓜海胆）　壳大，球形，具背腹向褶皱。步带宽，中央凸起而两侧凹下，有 6 —12 排骨板；中间各排最宽。间步带有 4 —11 排骨板。瘤粒多而小，棘也很少（图16—28）。早石炭世，湖南、广西均曾发现。

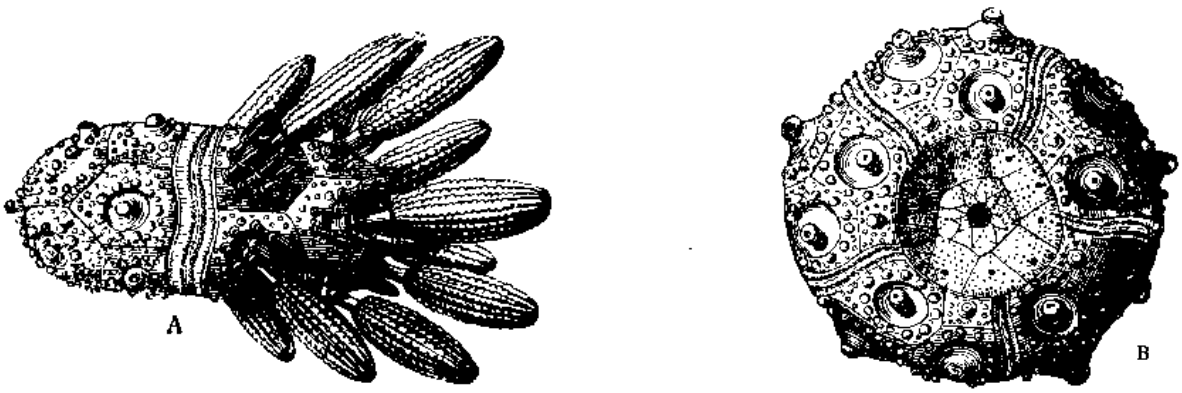


图 16—27 *Cidaris*（头帕海胆）
A一侧视，间步带板上饰以大棘；B一顶视

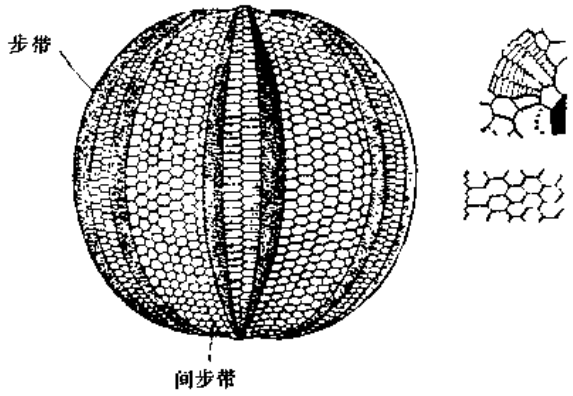


图 16—28 *Meionechinus multiporus* Norwood et Owen
（多孔瓜海胆）北美 C

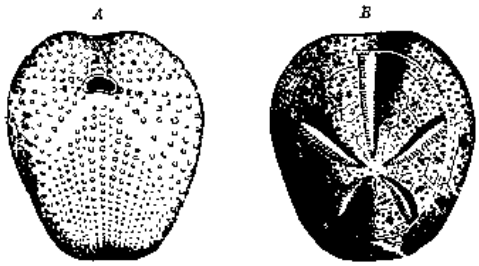


图 16—29 *Hemiaster*（半星海胆）*orbignyanus* Desor
K_2 A一腹视，B一背视×1；

不规则（歪形）海胆化石代表：

Hemiaster Desor, 1847（半星海胆） 近卵形，后端截切，口侧平，背侧隆起；侧后方步带花瓣状，前步带不成瓣状，均位凹槽中；口围平面微前倾，肛围高（图16—29）。早白垩世至现代，西藏珠峰岗巴群上部（晚白垩世）有报导。

Micraster Agassiz, 1836（小蛸枕） 心脏形，颇扁平。步带均位于浅沟中，前步带非花瓣状，后步带花瓣状。口围双唇式，下唇突出。肛门位于后方（图 16—30）。晚白垩世至现代。

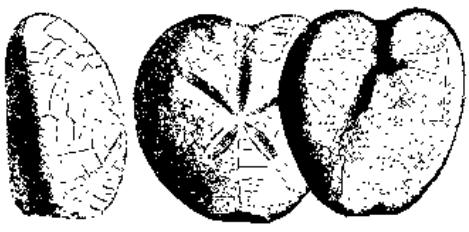


图 16—30 *Micraster*（小蛸枕）*ortestudinarius* Goldf
K_2 A一侧视，B一背视，C一腹视×2/3

六、海星纲(Asterozoa)

普通海星由中央体盘和辐射腕构成，腕一般 5 支，少数 4—50 支，呈典型星状体形，腹面（口面）与背面（反口面）容易区别（图16—31）。口面中央有口，从口引至各腕的

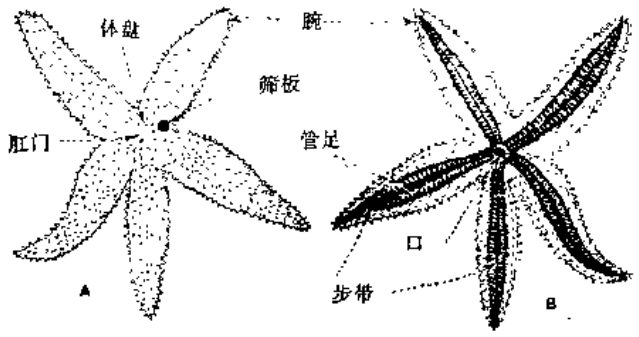


图 16—31 现代海星
A—背面；B—腹面

腕沟（食物沟）中有水管系统（图16—32），其末梢称管足，管足末端具有吸盘，借以吸着海底而移动身体。反口面上有筛板，是水管系统的始部，此外还有肛门和生殖腺孔。

海星表皮上长着许多短而纯的棘突、棘钳和皮鳃，前两者具保护作用，后者营呼吸作用。

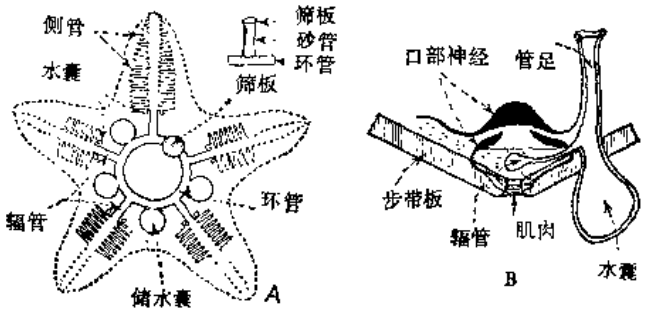


图 16—32 海星水管系统、步带及步带横切面示水管系各部

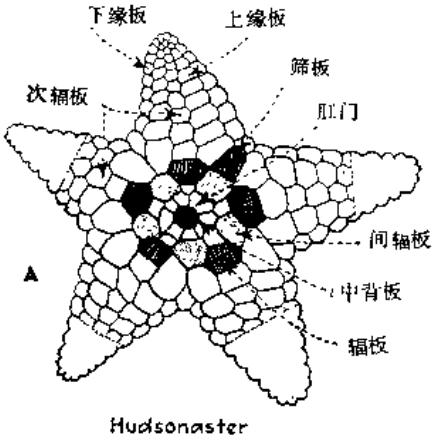


图 16—33 *Hudsonaster incomptus* Meek 背视
美国 O_3

海星的内骨骼由钙质骨板组成，在口的周围及腕的两侧排列成若干行。腕腹面中部为两行步带板，内凹成食物沟，管足自步带板伸出。步带板两侧为缘板，缘板之上，在腕背面中部是次辐板。体盘背面有中背板、辐板、间辐板等（图16—33）。

海星类最早出现于晚奥陶世，例如 *Hudsonaster*（图16—33），逐步演化，以至现代海洋中这类动物仍甚繁殖；但我国尚不多见，因而其生物地层学意义不大。

七、蛇尾纲(Ophiuroidea)

蛇尾类身体由中央体盘及纤细能动的腕构成，内脏主要位于体盘中。管足退化，无吸盘，仅司呼吸作用。

体盘扁平，腕5条（单支成重复分叉）形态多样。腹面有口和一个孔的小筛板。体盘全披以无数骨板，尤其在背面（图16—34）。

腕内骨板发育良好，由一列钙质骨节（脊骨）和四周骨板（背板与腹板各1块，侧板2块）组成（图16—35A）。脊骨几乎占据腕腔的全部，相当于海星纲的步带板；它们以肌肉连结而成活动的关节，因而腕能转动。腕外无明显食物沟，不同于海星类。

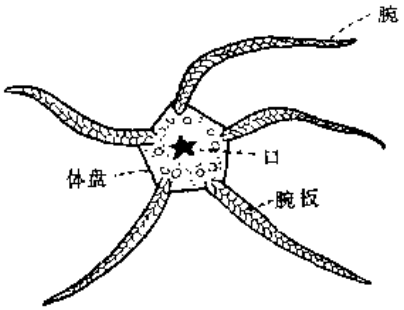


图 16—34 蛇尾纲的基本构造图

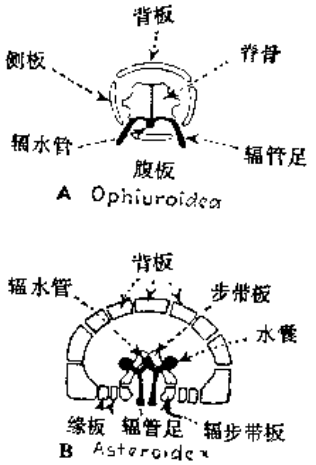


图 16—35 蛇尾纲（A）、海星纲（B）腕横切示骨板及水管系统位置

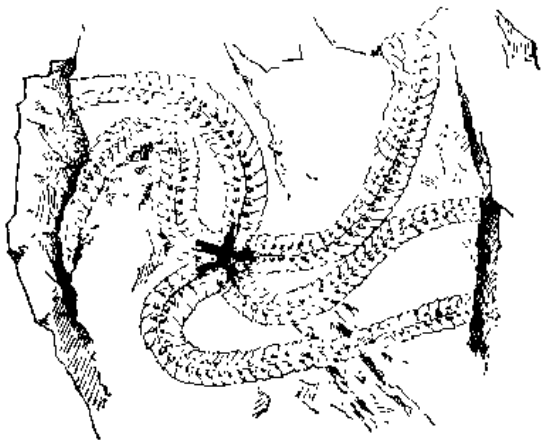


图 16—36 *Ophioderma schistovertebrata* Yang
贵州织金，T_1，腹视，示星状口、生殖孔及弯曲腕5条，×1½

最早的蛇尾类化石发现于早泥盆世，近年在广西六景早泥盆世地层中也找到。此外，福建晚二叠世、贵州早三叠世、陕西晚三叠世、广东早侏罗世地层中也有所发现。代表浅海区接受泥质沉积的特殊环境中保存下来的化石（图16—36）。

八、海 参 纲(Holothuroidea)

外形似大的蠕虫，身体柔软，辐射性不显著。身体前端为口，口一般围以触手冠（图16—37B）。骨骼包括微小的钙质骨针（图16—38）。

现代海参共有800多种，繁殖于热带海底，温带及寒带少；营移动底栖生活；分布自低潮线至海深10360米处；吞食海底泥沙，排出绳索状物（海参粪）（图16—37）。粪及骨针均可保存成化石；化石虽不丰富，然值得注意，尤其骨针在微体化石中占有一定位置。

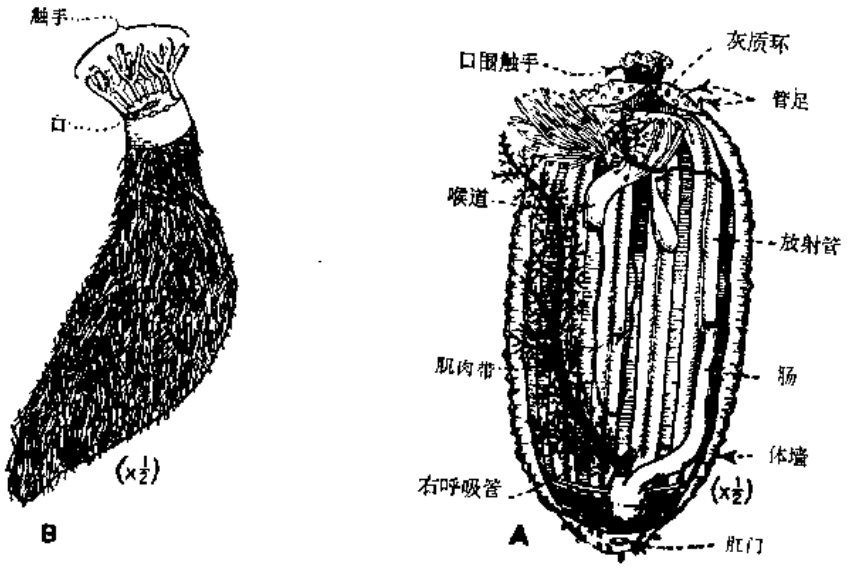


图 16—37 现代海参外形（B）及其解剖（A）

图 16—38 海参软体各部所分泌的各种骨体，以及海参的排泄物
Q—为现代海参的排泄物；其余C—Z为各种骨片

九、棘皮动物在我国生物地层学上的意义

在我国海林檎大量见于滇、黔的奥陶系及志留系，形成标准化石。海百合类从寒武纪起历经古生代各个纪以至中生代的三叠系、侏罗系中均有完整或零星萼部或仅有茎环散布。茎环形状不一，具有一定生物地层意义。海胆类萼部发现不多，仅零星见于湘、桂的下石炭统；近年西藏白垩纪海胆类颇多发现。零散的板和刺多见于石炭纪和二叠纪。海蕾报道较少。*Devonoblastus*（泥盆海蕾）见于黑龙江密山的泥盆系，*Mesoblastus*（中海蕾）见于贵州独山下石炭统。

第十七章　脊索动物门半索亚门—笔石纲(Graptolithoina)

一、脊索动物概述及分类

脊索动物（Chordata）是动物界最高等的一类，也是内容相当丰富的一个门。它包括低等的脊索动物如现代海洋中的文昌鱼、海鞘等，以及较高等的脊索动物如：鱼、青蛙、龟鳖、鸟、牛、马、猿猴、人类等，尽管身体形态各异，但具有一定的共同特征。

本门动物最主要的共同特点是具有脊索，脊索是一条具弹性而不分节的白色轴索，起源于内胚层，起支持身体的中轴作用。高等动物的脊索只在胚胎期存在，胚胎期以后，由其周围的结缔组织硬化而成的脊椎所代替。

在脊索的背侧有中枢神经系统，为中空的管状内腔，构成神经管，起源于外胚层，大多数脊索动物的神经管前部扩大而成脑。在脊索的腹侧有消化道，其前段（咽部）两侧有左右成对排列的小孔与外界沟通，这些小孔称为鳃裂（图 17—2）。

水栖脊索动物终身保留鳃裂，陆栖脊索动物仅在胚胎期具鳃裂，后来发展用肺呼吸。

脊索动物门的分类，根据脊索、神经管、鳃裂的特点以及形态特征，可将脊索动物分为四个亚门。

1．半索亚门（Hemichordata）　又称口索动物(Stomochordata)，是一种海生的蠕虫状动物，其身体分为吻、颈和躯干三个部分，吻部有类似脊索的构造，半索动物又可分为肠鳃纲（Enteropneusta）、翼鳃纲（Pterobranchia）及笔石纲（Graptolithoidea），其中笔石纲包括许多重要化石。柱头虫（*Balanoglossus*）（图17—1，2）及杆壁虫（*Rhabdopleura*）（图 17—52,2）分别是肠鳃纲和翼鳃纲的现生代表。

2．尾索亚门（Urachordata）　亦称被囊亚门（Tunicata），幼体呈蝌蚪状，尾部具脊索，成年个体营固着生活。现代的海鞘（*Ascidia*）即属此类（图 17—1,3）。

3．头索亚门（Cephalochordata）　身体鱼形，无真正的头，终生具贯穿全身的脊索，背侧具神经管，咽部具许多条鳃裂，文昌鱼(*Branchiostoma*)为本亚门的代表(图 17—2)。

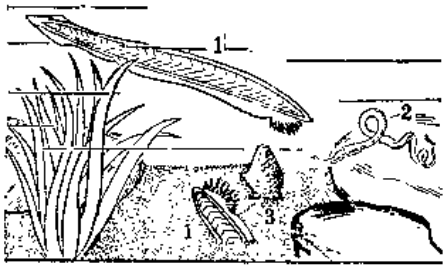


图 17—1　原索动物

1—文昌鱼；2—柱头虫；3—海鞘

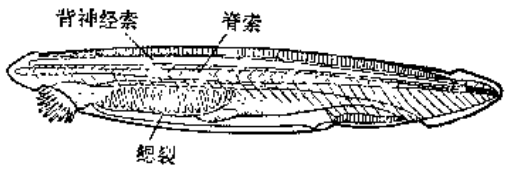


图 17—2　文昌鱼

文昌鱼产于我国东部沿海一带，生活于浅海地区，因其身体结构接近于一切脊椎动物祖先的地位，常以文昌鱼的结构简化作为脊索动物模式图（图 17—3）。

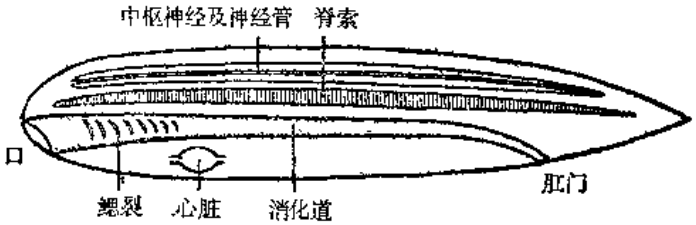


图 17—3 脊索动物模式图

以上三个亚门常被统称为原索动物（Prochordata）或无头类（Acrania），亦有主人张将其列为原索动物门，而将脊椎亚门提升为门，但这种主张尚未被普遍接受。

4．脊椎亚门（Vertebrata）亦称有头亚门（Craniata），仅胚胎期具脊索，自志留纪直到现代，化石极多，对于地层划分对比及生物进化理论的研究均具重要意义。

二、笔石动物概述

笔石是已经绝灭的群体海生动物，由于压扁的笔石化石象描绘在岩石层面上的象形文字，故得此名。笔石群体的外骨骼由许多个体组成，其成分为几丁质（$C_{15}H_{26}O_{10}N_2$）。笔石体最初都由一个圆锥形的胎管生出，胎管出芽生出第一个胞管，许多胞管接连生长，排成一条，构成一个笔石枝，再由一个或多个笔石枝构成一个笔石体（图 17—4）。有时多数笔石体聚生在一个浮胞上，形成一个综合体，称为笔石簇（图17—5）。

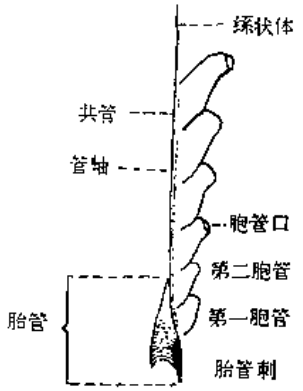


图 17—4 单笔石（*Monograptus*）的各部构造，由一枝构成笔石体

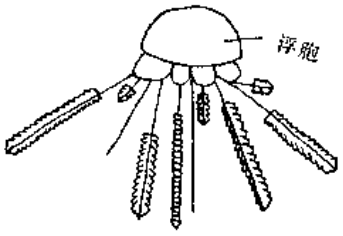


图 17—5 笔石簇

根据化石产状，含笔石岩层性质，与其共生生物的类别以及笔石本身的骨骼构造，推知部分笔石营底栖固着生活，如大多数的树形笔石，有固定的茎、根等构造，且分布区域性强；另一部分笔石营漂浮生活，如正笔石具有线管（丝状体），以此附着于浮胞或挂在漂浮的物体上，并且化石分布广泛，都是营漂浮生活的证明。

笔石化石全世界各洲均有发现，其地史分布自中寒武世至早石炭世，正笔石目在奥陶、志留两纪达到极盛，至早泥盆世绝灭，演化迅速，地理分布广，成为奥陶纪、志留纪、早泥盆世的标准化石之一，很多属种可作为世界范围的地层对比。

笔石可与腕足动物及三叶虫等共生，但有时只有漂浮的笔石，不见其它生物或仅有极

少的浮游生物伴生，且多保存于黑色页岩中。这表明当时的沉积环境海水较为平静，海底还原作用强，由于氧气供应不足，因而存在较多的硫化氢，不适宜于底栖生物生存。当笔石漂浮到这种不宜生存的水体中时，便大量死亡。而沉入海底的遗体，因底栖动物稀少，不致被吞食和破坏，故能很好地保存下来。这样保存于黑色页岩中的笔石化石就成为很好的指相化石。此外，笔石还发现于砂岩及灰岩中。

三、笔石的骨骼构造

1．胎管　为第一个个体所分泌的圆锥形外壳，是笔石体生长发育的基础。可分为二部分、近尖端部分叫基胎管，近口端部分叫亚胎管。基胎管上常具螺旋状纹，亚胎管上常具与口缘近平行的环状生长线。在亚胎管的一侧由管壁中生出一条直的胎管刺；另一侧常因胎管口缘延伸形成口刺，自基胎管沿反口方向伸出长而纤细的线状管，称为线管（丝状体）（图 17—6），这主要起附着作用，但在正笔石目不少属中，线管硬化成中轴（图 17—4）。中轴即是包裹在笔石中的丝状体，一般硬直。

2．胞管　笔石体的第一个胞管由胎管侧面的一个小孔出芽生出，树形笔石目该小孔位于基胎管上，并由此长出第一个胞管。树形笔石目有三种类型的胞管，正胞、副胞和茎胞（图17—7），三者同由前一茎胞生出，新生成的茎胞又出芽长出后面的三个胞管，如此连续规则地发育而组成笔石枝。正胞大、副胞小，茎胞不向外开口，在茎胞中生有几丁质的茎系。正笔石目只有正胞，但胞管形态多样，有直管状的、不同程度的内弯和不同程度的外弯。早奥陶世的中国笔石科，胞管发生褶皱，有的褶皱限于胞管始部形成背褶，有的在胞管末部形成腹褶，也有的属在背腹两侧都有褶皱（图 17—8.10）。

3．笔石枝　胞管组成笔石枝。在一个笔石枝上，胞管口所在的一侧为腹侧，与之相反的一侧为背侧（图17—9）。正笔石目在笔石枝背部许多胞管的始端互相连通的部分，称

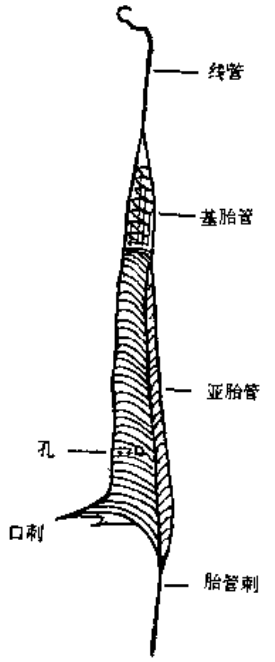


图 17—6　笔石胎管的构造

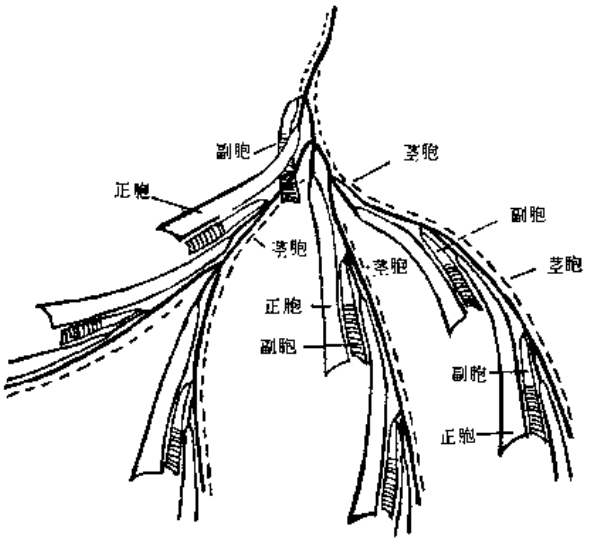


图 17—7　树形笔石的三种胞管和茎系

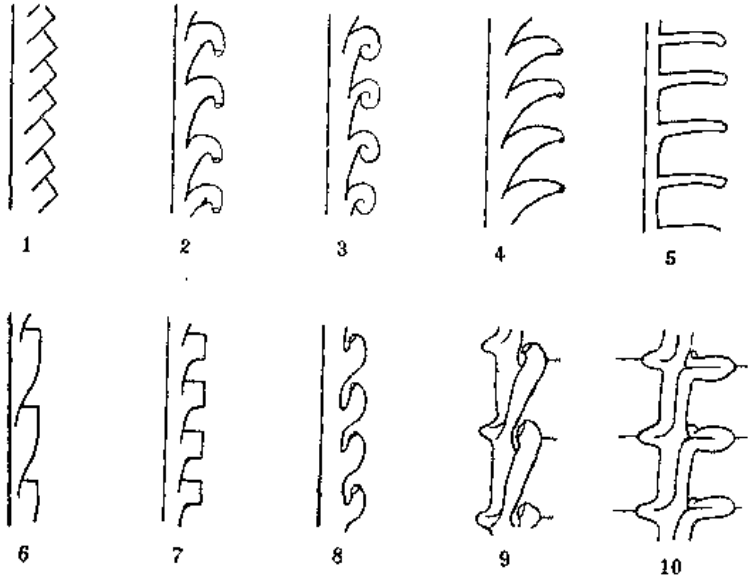


图 17—8　正笔石的胞管形状

1—均分笔石式：直管状。2—单笔石式：胞管外弯，呈钩状。3—卷笔石式：胞管向外弯曲，呈球状。4—半耙笔石式：胞管向外伸展，大部孤立，呈三角形。5—耙笔石式：胞管孤立，呈耙形。6—纤笔石式：胞管腹缘作波状曲折。7—栅笔石式：胞管强烈内折；具方形口穴。8—叉笔石式：胞管口部向内转曲。9—瘤笔石式：形成背褶，口部内转，腹褶弱。10—中国笔石式：形成背褶及柱状腹褶

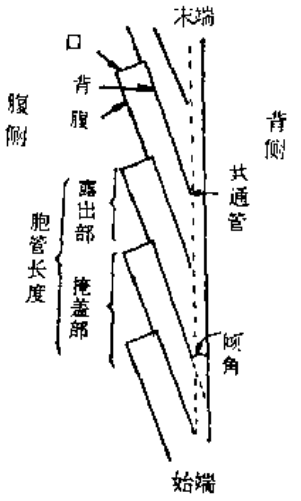


图 17—9　正笔石的笔石枝

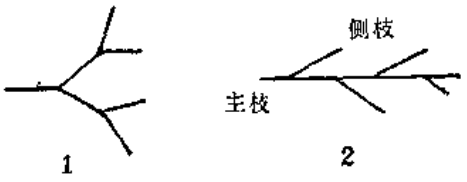


图 17—10　分枝方式

1—正分枝；2—侧分枝

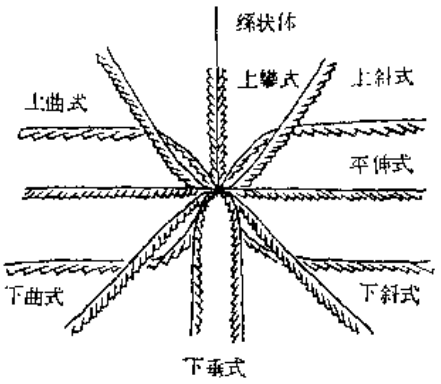


图 17—11　笔石枝的各种生长方向

共通沟。相当于树形笔石目贯通的茎胞。笔石枝可形成分枝，有两种方式，正分枝和侧分枝。正分枝两枝的方向与原来枝之间所夹角度相等，互相对称；侧分枝则一枝沿原来枝方向生长，另一枝从侧旁生出，因而有主枝和侧枝的区别（图 17—10）。正笔石目笔石枝的生长方向各有不同，以胎管尖端向上，口部向下为准，分以下几种形式，下垂式、下斜式、下曲式、平伸式、上斜式、上曲式和上攀式（图17—11）。凡下垂式、下斜式和下曲式的笔石体，笔石枝彼此以腹侧相向。凡上斜式和上曲式笔石体，则以背侧相向。

笔石枝上胞管的排列可分为单列式、双列式和四列式。个别还有三列式。对笔石（*Didymograptus*）和单笔石（*Monograptus*）为单列式。心笔石（*Cardiogratus*）和栅笔石（*Climacograptus*）单枝上皆有两排胞管，称为双列式。这些笔石胞管列数一样，但发育方式却截然不同。

四、笔石的发育方式

笔石体的第一个胞管出生后，就以各种不同的出芽方式，增加胞管，构成笔石枝，根据笔石体开始几个胞管的生长方向、横管的数目等，可分为五种类型。

1．均分笔石式（图 17—12，a） 胞管 1^1 生出 1^2，1^2 从胎管的反面横过达到另一侧。此后再由胞管 1^1 及 1^2 分别生出下一代胞管，如此继续生长而构成两枝。若笔石枝再正分枝，则称为第二级分枝。如此顺序，分别有第三级分枝、第四级分枝……。均分笔石式只有一个横管，始部胞管均向下生长。横管乃胞管出芽生长，从一侧横过胎管部分，当胎管正面保存时，则被挡住。中国笔石科（Sinograptidae）也只有一个横管，但始部胞管向外生长。

2．等称笔石式（图17—12，b） 两个原始枝从胞管 1^2 生出，因此有两个横管，即胞管 1^2 和 2^1 所形成。始部胞管也向下生长。

3．叉笔石式（图17—12，c） 两个原始枝从胞管 2^1 生出，因而有三个横管（即胞管 1^2、2^1 与 2^2 始部形成）。始部胞管上斜生长。

4．双笔石式（图17—12，d、e） 至少有三个横管，始部胞管末端指向上攀的方向。有些双笔石两排胞管多次交叉生长而产生一系列横管，甚至直到最后一个胞管。若是胞管停止交叉生长，则在两排胞管间形成的隔板即中隔壁（图 17—13）。

5．单笔石式（图17—12，f、g） 第一个胞管 1^1 沿胞管一侧向上生长，一个胞管接着一个，同一方向排列，形成单列，没有横管。

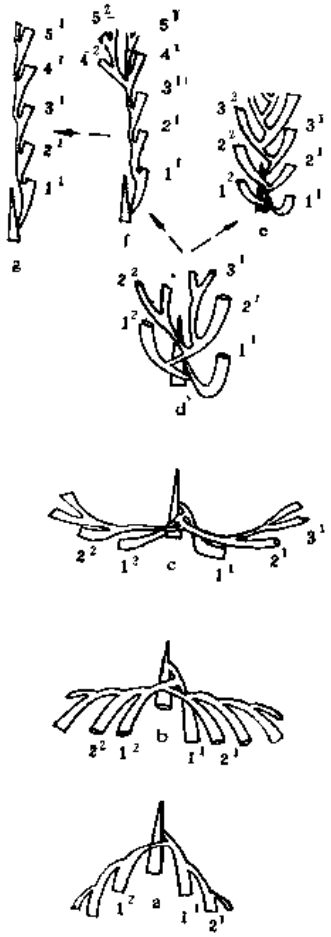


图 17—12 笔石发育方式

a—均分笔石式；b—等称笔石式；c—叉笔石式；
d、e—双笔石式；f、g—单笔石式

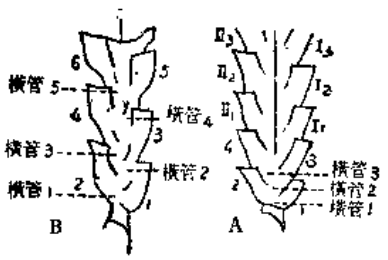


图 17—13

A—具中隔壁，B—不具中隔壁

五、笔石动物分类

笔石动物可分为五个目：树形笔石目 (Dendroidea)；管笔石目 (Tuboidea)；腔笔石目 (Camaroidea)；茎笔石目 (Stolonoidea)；和正笔石目 (Graptoloidea)。其中树形笔石目和正笔石目化石丰富，着重介绍，其它三目化石稀少，从略。

（一）树形笔石目

笔石体树状或丛状，一般为固着生活，少数为漂浮生活。具有三种胞管，即茎胞管、正胞管和副胞管，茎胞中具几丁质的茎系。第一胞管生自基胎管。笔石分枝很多，规则（均分）或不规则，枝间有时具有连接物称为横靶。胎管上常有类根构造。中寒武世至早石炭世。

Dictyonema Hall, 1851（网格笔石） 笔石体呈锥形或盘状，胎管露出或包围在根状构造里；笔石枝为正分枝，各枝平行或近于平行，枝间有横靶连接，形成网格状；正胞直管状，侧面呈锯齿状，副胞形状不同（图 17—14）。晚寒武世至早石炭世。

Dendrograptus Hall, 1858（树笔石） 笔石体树枝状或圆锥状，分枝不规则，枝间无横靶，常具茎状或根状构造，胞管性质和网格笔石相同（图17—15）。晚寒武世至早石炭世。

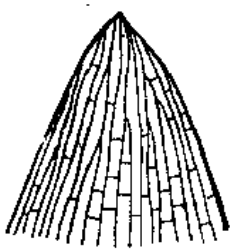


图 17—14 *Dictyonema sociale*(Salter)
×1

图 17—15 *Dendrongraptus hallianus* Praut
×1

Acanthograptus Spencer, 1878（刺笔石） 笔石体灌木状，分枝不规则。胞管细长，几个胞管互相紧靠，形成芽枝，骤视之，好象枝上生刺（图 17—16）。奥陶纪至志留纪；我国见于华南早奥陶世。

Callograptus Hall, 1865（无羽笔石） 笔石体圆锥状或不规则，常具茎状构造，笔石枝为规则的正分枝，各枝平行或近平行。横靶稀少或无。正胞直管状，副胞无定形（图 17—17）。晚寒武世至早石炭世。

Ptilograptus Hall, 1865（羽笔石） 笔石体树枝状，主枝分枝次数不多，具有羽状侧枝，侧枝很多，左右交错排列，正胞的性质同树笔石（图 17—18）。奥陶纪至志留纪。

Anisograptus Ruedemann, 1937（反称笔石） 笔石体平伸生成，三个原始枝，各正分若干次；通常达到五级枝或六级枝；胞管性质和树笔石相似（图 17—19）。早奥陶世。

Clonograptus Hall et Nicholson, 1873（枝笔石） 笔石体为多分枝，二个原始枝，再正分枝达八至九级之多，枝通常一级比一级长，末级枝数甚多（图 17—20）。早奥陶

图 17—16 *Acanthograptus granti* Spencer ×1

图 17—17 *Callograptus salteri* Hall ×1

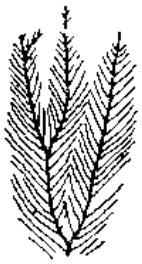


图 17—18 *Ptilograptus plumosus* Hall ×1

图 17—19 *Anisograptus matanensis* Ruedemann ×1

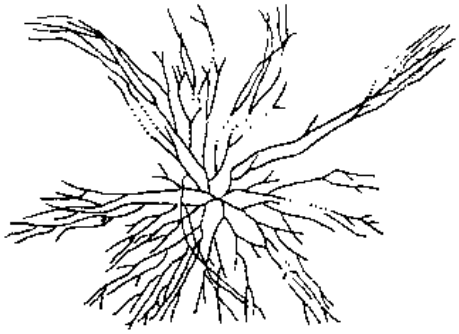


图 17—20 *Clonograptus flexilis* (Hall) ×2/3

世。

反称笔石与枝笔石属于反称笔石科（Anisograptidae）。本科的笔石具有 2—4 个原始枝，可以再正分枝，也有的具有侧分枝。笔石体下垂到平伸，具有三种胞管。出现于早奥陶世。

（二）正笔石目（Graptoloidea）

笔石体具浮胞或固着于其它浮游物体上面，由定数的笔石枝组成。笔石枝下垂至上攀生长，胞管单列、双列或四列，仅有一种胞管，即正胞。胞管由亚胎管一侧出芽生长（绝大部分）。早奥陶世至早泥盆世。正笔石目依据中轴的有无及发育特点，分为三个亚目：无轴亚目、隐轴亚目及有轴亚目，亚目之下又根据笔石体的分枝及枝数，发育方式，胞管的形态等分为若干科。

1．无轴亚目（Axonolipa） 笔石体由一枝至多枝组成，下垂至上斜生长。胞管以直管及内弯为主，无中轴。

1）均分笔石科（Dichograptidae） 笔石体左右对称，具两个原始枝，正分枝三次以上，胞管为简单的直管状，发育方式均分笔石式。也可有等称笔石式。胞管排成单列。早至中奥陶世。

Loganograptus Hall, 1863（劳氏笔石） 笔石体水平伸展，具有四、五级分枝，通

常包含 10—30 个末枝，前三、四级枝较短近于相等，末级枝长；胞管为均分笔石式（图 17—21）。早奥陶世。

Dichograptus Salter, 1863（均分笔石） 笔石体平伸至上斜伸长，正分枝，分枝三次，具 5—8 个末枝，第一级和第二级较短，末级枝长，胞管直管状（图 17—22）。早奥陶世。

2）四笔石科（Tetragraptidae） 笔石体下垂至上斜，正分枝两次，共有四个笔石枝，胞管为直管状。早奥陶世。

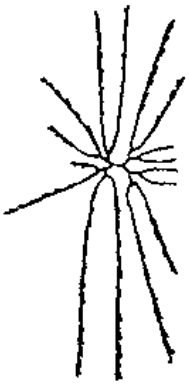


图 17—21 *Loganograptus* sp.
×1

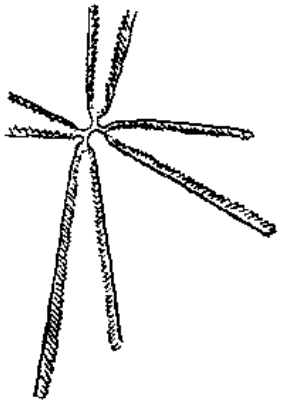


图 17—22 *Dichograptus* sp.
×1

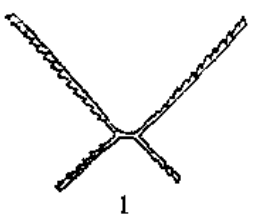


图 17—23 *Tetragraptus*
1—*T. quadribrachiatus* 平伸式；
2—*T. fruticosus* (Hall) 下垂式；
3—*T. Serra* (Brongniart) 上斜式

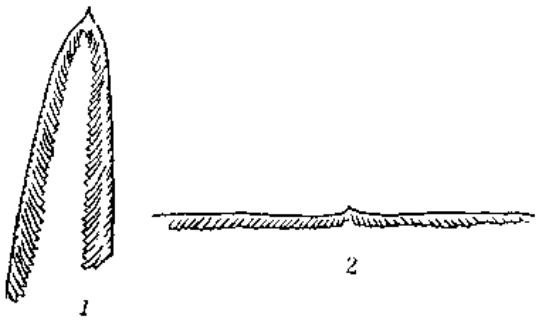


图 17—24 1. *Didymograptus bifidus* Hall
×2
2. *D. hirundo* Salter
×1

Tetragraptus Salter, 1863（四笔石） 笔石体左右对称，分枝两次，具四个笔石枝，下垂至上斜，胞管直管状（图17—23）。早奥陶世。

3）对笔石科（Didymograptidae） 笔石体仅有两个笔石枝，下垂至上斜生长，胞管为直管状或微曲。早至中奥陶世。

Didymograptus McCoy, 1851（对笔石） 笔石体具两个笔石枝，不再分枝，两枝下垂至上斜，胞管直管状（图17—24）。早至中奥陶世。

2）中国笔石科（Sinograptidae） 笔石体生长方向下斜、平伸、上曲均有。正分枝，偶有侧分枝。包含 1—9 个以上笔石枝。胞管常呈不同程度褶曲，形成背褶及腹褶，还可

有背刺及腹刺。均分（变相）笔石式发育方式。

Tylograptus Mu, 1957（瘤笔石） 具两个下斜或下曲的笔石枝。胞管褶曲，具背褶和腹褶，腹褶平缓，有的具有腹刺；胞管口部内转，口穴显著（图17—25）。早奥陶世。

Sinograptus Mu, 1957（中国笔石） 两个下曲的笔石枝，胞管强烈曲折，始部（原胞管）形成背褶，末部（亚胞管）形成腹褶；背褶和腹褶的顶端均具有相当发育的刺（图17—26）。早奥陶世。

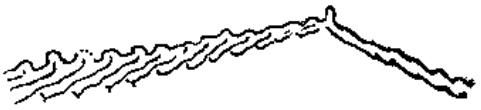


图 17—25 *Tylograptus regularis* Mu
（×4.5）

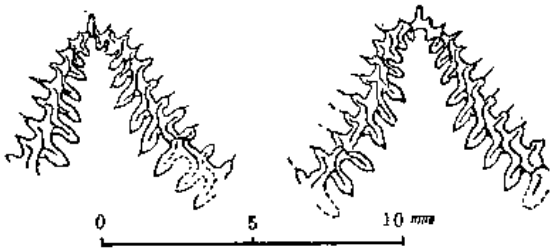


图 17—26 *Sinograptus typicalis* Mu
（×4.5）

3）娇笔石科（Abrograptidae Mu, 1958）笔石体仅有两个笔石枝，上斜伸出；胎管正常，胞管壁退化，变成网线。早至中奥陶世。

Abrograptus Mu, 1958（娇笔石） 笔石体微小（约5毫米左右），两枝向上斜伸，胞管壁已变成网线状；胞管的背线和腹线连结成为笔石枝两条纵线（图17—27）。中奥陶世。

4）纤笔石科（Leptograptidae Lapworth, 1879） 笔石体有两个笔石枝，平伸或上斜，有的生有次枝（从形式上次枝与侧枝相似，均生于主枝之侧，但从个体发育看，次枝晚于主枝生长，侧枝则与主枝同时生长）。胞管纤笔石式。中至晚奥陶世。

Leptograptus Lapworth, 1879（纤笔石） 笔石体具有两个笔石枝，平伸或上斜，枝纤细，无次枝。胞管微向内呈波浪状折曲，即纤笔石式胞管（图17—28）。中至晚奥陶世。

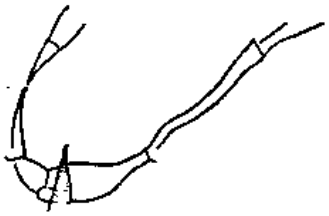


图 17—27 *Abrograptus formosus* Mu
×10

图 17—28 *Leptograptus flaccidus* Mut.
×2.5

Nemagraptus Emmons, 1855（丝笔石） 两个主枝细长而且弯曲，有时作S形，主枝的外弯一侧生有次枝，各次枝间距离近乎相等（图17—29）。中奥陶世。

5）双头笔石科（Dicranograptidae） 笔石体具有两枝，上斜或部分上攀，胞管呈显著的S形内弯（叉笔石式胞管），口穴显著。早奥陶世晚期至晚奥陶世。

Dicellograptus Hopkinson, 1871（叉笔石） 两枝上斜生长或互相交叉；胞管曲折，口部向内转曲，口穴显著（图17—30）。早至晚奥陶世。

Dicranograptus Hall, 1865（双头笔石） 笔石体由两枝组成，始部攀合，末端分开，

图 17—29 *Nemagraptus gracilis* Hall
×1/2

图 17—30 *Dicellograptus gurleyi* Lapworth
×2.5

图 17—31 *Dicranograptus nichosoni* Hopkison
×1

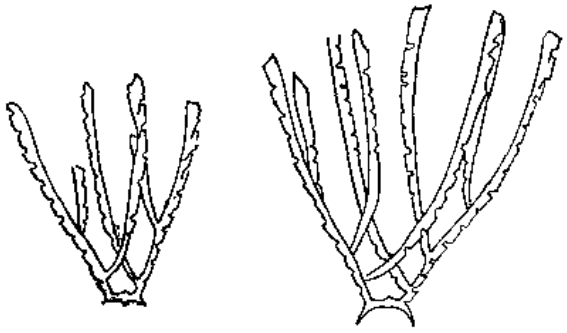


图 17—32 *Tangyagraptus typicus* Mu
×2

仍为两个单列的枝，外形象“Y”字，胞管性质与叉笔石同（图17—31）。中至晚奥陶世。

Tangyagraptus Mu, 1962（棠垭笔石） 笔石体幼体与叉笔石相似，成年体具有成对的次生枝，至少一对。次生枝由主枝背侧生出。胞管内弯，口穴显著，为叉笔石式（图17—32）。晚奥陶世晚期，中国南部。

2．隐轴亚目（Axonocrypta） 笔石体具两个或四个笔石枝，攀合生长，两枝背部相接形成双肋式，或两枝侧面重迭，两排胞管挫动而形成单肋式。中轴不明显，夹于攀合的笔石枝之间。其与有轴亚目主要区别如下：

隐　轴　亚　目	有　轴　亚　目
1.中轴发育或不发育，夹于攀合的笔石枝之间。	1.中轴发育，位于双列胞管中间隔壁之内或共通沟中，或位于单列胞管背侧壁内。
2.胞管直或微内弯。	2.胞管变化多样。
3.由基胎管生出胞管。	3.由亚胎管生出胞管。
4.均分笔石式或等称笔石式发育方式。	4.双笔石式或单笔石式发育方式。
5.笔石体最初几个胞管向下。	5.笔石体最初几个胞管向上。
时限：O_1^2—O_2	时限：O_1^2—D_1

1）叶笔石科（Phyllograptidae） 笔石体由四个或二个笔石枝攀合组成。胞管均分笔石式。早至中奥陶世。

Cardiograptus Harris et Keble, 1916（心笔石）两个攀合的枝组成，末端顶部有凹陷，故笔石枝呈心脏形（图 17—33）。早奥陶世。

Phyllograptus Hall, 1858（叶笔石）由四个攀合的枝组成，横切面呈十字形；胞管

简单，掩盖大（图 17—34）。早奥陶世。

2）隐笔石科（Cryptograptidae） 笔石体由攀合的两枝组成。但两枝大部重迭，胞管一般为直管状或微曲。奥陶纪。

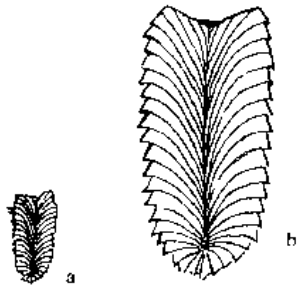


图 17—33 *Cardiograptus morsus* Harris et Keble
a—原大；b—放大 3 倍

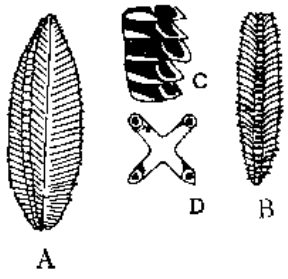


图 17—34 *Phyllograptus*
A—模式图；B—*Phyllograptus angustifolius* × 1；C—部分胞管放大 × 4；D—表示叶笔石的胞管为四列

Cryptograptus Lapworth, 1880（隐笔石） 两个笔石枝向上攀合，大部互相重叠；胞管向两侧旋转，只有一个横管（图 17—35）。奥陶纪。

Glossograptus Emmons, 1855（舌笔石） 两枝攀合，大部重叠。笔石体横切面为椭圆形，具有强壮的胞管口刺（图 17—36）。奥陶纪。

3．有轴亚目（Axonophora） 笔石体上攀，中轴发育，发育方式为双笔石式或单笔石式，胞管变化多样。

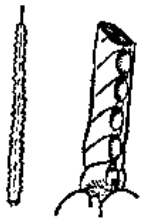


图 17—35 *Cryptograptus*
a—*Cryptograptus tricornis* Carruthers × 1；b—示笔石体始部扭曲 × 5

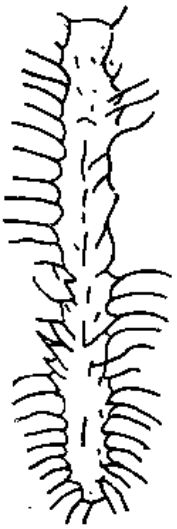


图 17—36 *Glossograptus hincksi* (Hopkinson) × 3.5

1）双笔石科（Diplograptidae） 笔石体单枝，上攀式；胞管双列，呈直管状，或不同程度的内弯。笔石体的横切面呈方形、椭圆形、长方形、近圆形或凹凸形（图17—37）。早奥陶世至早志留世。

Diplograptus McCoy, 1850（双笔石） 单枝双列胞管，始部的胞管弯曲，形成方形口穴，末部胞管较直（图 17—38）。中奥陶世至早志留世。

Glyptograptus Lapworth, 1873（雕笔石） 单枝双列，横切面为椭圆形。胞管腹缘呈波浪状，常呈尖锐的口尖（图 17—39）。早奥陶世至早志留世。

Climacograptus Hall, 1865（栅笔石） 笔石体横切面呈卵形；胞管强烈弯曲，腹缘作S形曲折，烟斗状；口穴显著，常为方形（图 17—40）。早奥陶世至早志留世。

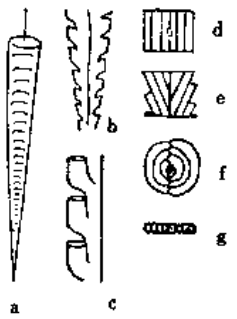


图 17—37 双笔石科各种胞管形状的横切面
（a）胞管口面观；（b）笔石体侧面观；（c）个别胞管放大（烟斗状）；（d、e）*Orthograptus* 横、纵切面；（f）*Glyptograptus* 横切面；（g）*Petalograptus*横切面

图 17—38 *Diplograptus modestus* Lapworth ×3

图 17—39 *Glyptograptus persculptus* Salter ×2.5

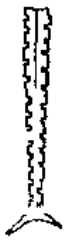


图 17—40 *Climacograptus bicornis* Hall ×3

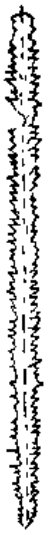


图 17—41 *Orthograptus quadrimucronatus* Hall, ×1

Orthograptus Lapworth, 1877（直笔石） 单枝双列笔石体，横切面近四方形。胞管为均分笔石式。腹缘直或微弯曲，常具有口刺（图 17—41）。早奥陶世至早志留世。

2）细网笔石科（Retiolitidae） 笔石体上攀，双列；体壁退化为网状，有的属在大网之间有更细的称为细网，胞管刺极发育。早奥陶世至晚志留世。

Retiolites Barrande, 1850（细网笔石） 外形象直笔石，体壁退化，大网和细网均甚发育；两条中间线条，一直一曲；胞管直，倾角大，掩盖全部；横切面四方形（图 17—42）。早至中志留世。

3）两形笔石科（Dimorphograptidae） 笔石体始部为单列，末部为双列；胞管简单或变形。早志留世。

Dimorphograptus Lapworth, 1876（两形笔石） 笔石体始部为单列胞管，末部则为双列胞管；胞管为雕笔石式；发育方式为单笔石式（图 17—43）。早志留世。

4）单笔石科（Monograptidae） 笔石体仅上攀一枝，有的从胎管和胞管口部伸出（长出）枝，称之为幼枝，前者为胎管幼枝，后者为胞管幼枝。胞管单列，形态多样。早志留世至早泥盆世。

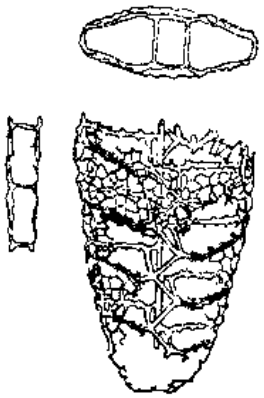


图 17—42 *Retiolites geinitzanus* (Barrande)（×10）

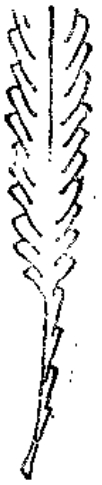


图 17—43 *Dimorphograptus confertus* (Nicholson) ×3

图 17—44 *Monograptus sedgwickii* (Portlock) ×3

图 17—45 *Streptograptus nodifer* Tornquist（×3.8）

图 17—46 *Pristiograptus freguens* Jaekel（×1）

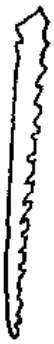


图 17—47 *Monoclimacis vomerinus* (Nicholson)（×2.5）

Monograptus Heinitz, 1852（单笔石） 笔石枝直或微弯曲；胞管口部向外弯曲，呈钩状（图 17—44）。早志留世至早泥盆世。

Streptograptus Yin, 1937（卷笔石） 笔石枝常弯曲；胞管口部向外卷曲形成显著的球形，掩盖部分极小（图 17—45）。志留纪。

Pristiograptus Jaekel, 1889, em. Frech, 1897（锯笔石） 笔石体直或微曲，胞管简单的直管状（图 17—46)志留纪。

Monoclimacis Frech, 1897（单栅笔石） 笔石体仅有一个上攀的枝，而胞管腹部作剧烈波形曲折，形成方形口穴（图 17—47)。志留纪。

Demirastrites Eisel, 1912（半耙笔石） 笔石体常弯曲或旋转；胞管纤细，双形；始端胞管孤立似耙笔石式，末端胞管三角形，具有较宽阔的基部（图 17—48)。早志留世。

Rastrites Barrande, 1850（耙笔石） 笔石体弯曲，钩形，非常纤细；胞管线形，孤立没有掩盖，有向内弯曲的口部，共通沟纤细；胞管倾角大，与轴部近于垂直（图 17—49)。早志留世。

Cyrtograptus Carruthers, 1867（弓笔石） 笔石体或多或少螺旋形弯曲或卷曲，具有胞管幼枝，幼枝有的有二级或更多级；胞管通常为三角形（图 17—50)。中志留世。

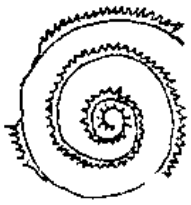


图 17—48 *Demirastrites convolutus* (Hisinger)（×1）

图 17—49 *Rastrites hybridus* Lapworth ×3

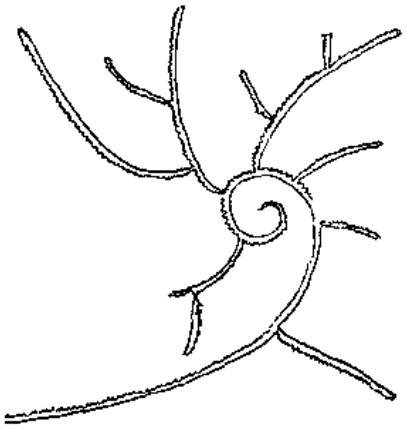


图 17—50 *Cyrtograptus murchisoni* Carruthers（×一）

六、笔石动物的演化及演化阶段

由于笔石动物已经灭绝，形体小，因而研究其演化困难较多。目前仅正笔石目的演化研究较详。

正笔石目在其演化过程中，经历了四次主要的变化。无轴正笔石的发生；隐轴正笔石的出现；有轴正笔石的发生；以及单笔石的发生。树形笔石目的反称笔石科除具有正胞、付胞、茎胞三种胞管外，其它特点与正笔石目均分笔石科多枝的属相似。一般认为通过反称笔石科副胞的消失（有些属的进化种，副胞已消失)，演化发展为无轴正笔石。早奥陶世中期出现了两枝攀合，但中轴不明显的代表，即隐轴亚目。从隐轴亚目演变为胞管双列的有轴亚目，但其确切的演化关系尚待进一步研究。早志留世开始，单笔石占优势，可能起源于有轴亚目的双列笔石，由于两列胞管中的一列消失而成单列笔石。但其具体演化过程，同样还待研究。

（一）演化趋向

正笔石的演化趋向，可归纳为五个方面：1．笔石体的简化；2．生长方向的变化；

3．体壁的变化；4．发育方式的变化；5．胞管的变化。其中前两个趋向是主要的，其它三个方面则是伴随主要演化趋向进行的，往往在一定条件下发生。体壁退化，即变成网状，笔石体变得较轻便于漂浮。发育方式的变化，表现在横管的增加，以加固笔石体，增强漂浮能力等。在笔石体简化的总趋势下，在某几个阶段，出现了笔石体的复杂化，这是在优越条件下，生殖能力充分发展的结果。这些演化趋向，往往形成笔石演化系统的旁枝。例如形成了多次的体壁的退化及多次的笔石体复杂化。但由于这些笔石产生于一定条件下，适应能力差，若环境变化，不久即行消亡。从笔石的全部演化过程来看，起主导作用的演化趋向是笔石体的精简和生成方向从下垂到向上攀合的变化。主要也是为了从固着变为漂浮生活后，适应环境，增强漂浮能力。现分述如下：

1．笔石体的简化　从树形笔石演化而来的原始正笔石（劳氏笔石），仍保持多枝的特点，继而笔石枝逐渐减少，演化到均分笔石、四笔石，再到对笔石。隐轴亚目及有轴亚目均变为单枝。但在中奥陶世纤笔石科的丝笔石，在中志留世单笔石科的弓笔石，以及晚奥陶世双头笔石科中的某些属，均分别增多了枝数，形成了笔石体的复杂化，这是在笔石体简化的总趋势下，于不同阶段出现了几次笔石体复杂化的支流。这些笔石体复杂化的属，在形式上似乎与较古老的正笔石相似，枝数增多，但本质有别。丝笔石及双头笔石科中的棠垭笔石（*Tangyagraptus*），有主枝及次枝之分，次枝晚于主枝而生。这与侧分枝的主枝与侧枝同时生长有别。弓笔石也有先生长的主枝，此后则是从胞管口再长出幼枝。有的属从胞管口长出枝，故分别称之为胞管幼枝和胎管幼枝。

2．生长方向的变化　随着笔石枝的变少，生长方向也在不断改变，总趋势是从下垂→下斜式→平伸式→上斜式、攀合式。从对笔石到纤笔石科、双头笔石科，以至双笔石科等，生长方向的变化是明显的。又如在早奥陶世中期无轴正笔石枝上攀而演化为隐轴亚目。

3．体壁的退化　体壁大部变薄，局部加厚，形成网状构造。早奥陶世后期，从对笔石类演变为体壁退化的娇笔石科。有轴亚目的细网笔石科（现可细分为四个科），分别在早奥陶世后期、中奥陶世、早志留世及中志留世形成四次体壁的退化。

4．胞管的变化　较原始的笔石胞管都是简单的直管状（如均分笔石科）。但早奥陶世中国笔石科的胞管发生褶曲。在中、晚奥陶世，笔石胞管向内弯曲，如纤笔石科、叉笔石科及双笔石科，可称笔石胞管内弯期。在志留纪，胞管以外弯为主，称为胞管外弯期。

5．发育方式的变化　发育方式由低级变为高级，横管不断增加，最初几个胞管方向也随之改变。均分笔石科、中国笔石科、隐轴亚目（叶笔石科和隐笔石科）等，发育方式主要为均分笔石式；纤笔石科为等称笔石发育方式；双头笔石科属于叉笔石式；有轴亚目中除两形笔石科和单笔石科为单笔石发育方外，其它科均为双笔石式。

（二）演化阶段及其地层意义

总结正笔石目的演化，从树形笔石目反称笔石科的发生到无轴正笔石、隐轴笔石、双列有轴笔石以及单列有轴笔石等的相继发生，显示笔石演化的几个重要阶段，组成了六个笔石动物群（图17—51）。1．反称笔石动物群。2．均分笔石动物群　包括均分笔石科（狭义）、四笔石科、对笔石科、中国笔石科等为主。笔石体一般两枝以上；除中国笔石科外，胞管简单，且为均分笔石发育方式。3．叉笔石动物群　包括纤笔石科和双头笔石科。4．隐轴笔石动物群。5．双笔石动物群　包括双笔石科和细网笔石科。6．单笔石动物群　包

括两形笔石科和单笔石科。

由于这些动物群出现的先后，构成了笔石动物面貌不同的四个阶段（图 17—51）。

1．早奥陶世早期　以反称笔石科为主，仅在末期出现少数原始正笔石目的代表。

2．早奥陶世中—晚期　均分笔石动物群、隐笔石动物群和双笔石动物群同时发展，为正笔石目的鼎盛期，其中以均分笔石动物群占优势。初期尚有少数反称笔石科分子。

3．中—晚奥陶世　叉笔石动物群和双笔石动物群同时发展，尚有少数隐笔石动物群。初期有个别对笔石动物群分子。本期以叉笔石动物群最为突出。

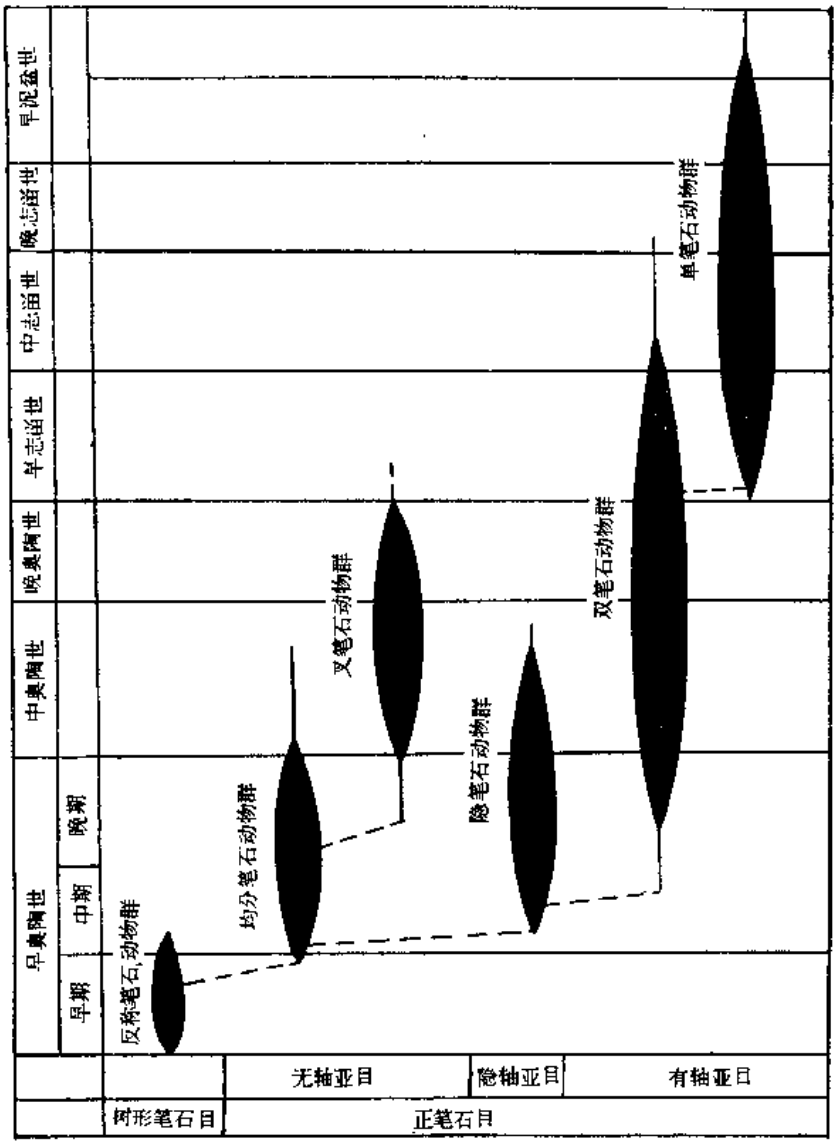


图 17—51　笔石动物群及其时代分布

4．志留纪—早泥盆世　以单笔石动物群为主，在早—中志留世与双笔石动物群共生。晚志留世到早泥盆世几乎全是单笔石动物群，但属种和数量渐减，且逐渐特化，以至全部绝灭。树形笔石目的其它属在中、晚寒武世及早奥陶世较多，但一直可延至早石炭世才绝灭。

七、笔石动物的分类位置概述

笔石为已灭绝的动物，至今所知关于其软体特征的化石遗迹较少，故在生物界系统分类中的位置长期未能确定。曾被认为是植物，头足类、腔肠动物、苔藓动物及半索动物等。

近几十年来，许多有关笔石内部构造的研究成果，证明了俄国学者谢波吉叶夫（Шепотьев, А. А.）1905年的意见，即笔石在系统发育上同半索动物(Hemichordata)翼鳃类（Pterobranchia）的杆壁虫（Rhabdopleura）非常接近。据波兰的柯茨洛夫斯基（Kozlowski, R. 1938—1948）研究，笔石动物复杂的茎系构造和胞管壁内层环状生长线与翼鳃类的杆壁虫相似（图17—52）。苏联的奥布特（Обут, А. М.）研究笔石体壁内的软体印痕，指出某些印痕能反映生殖器官的构造，其复杂程度非腔肠动物或苔藓动物可比，相反与杆壁虫却极相似。根据这些印痕的分布还推知有雌雄同体和异体之分，恰好与翼鳃类相同。奥氏并认为这就是树形笔石与正笔石胞管类型不同之原因。总之，目前古生物界公认笔石为半索亚门的一个独立的纲。

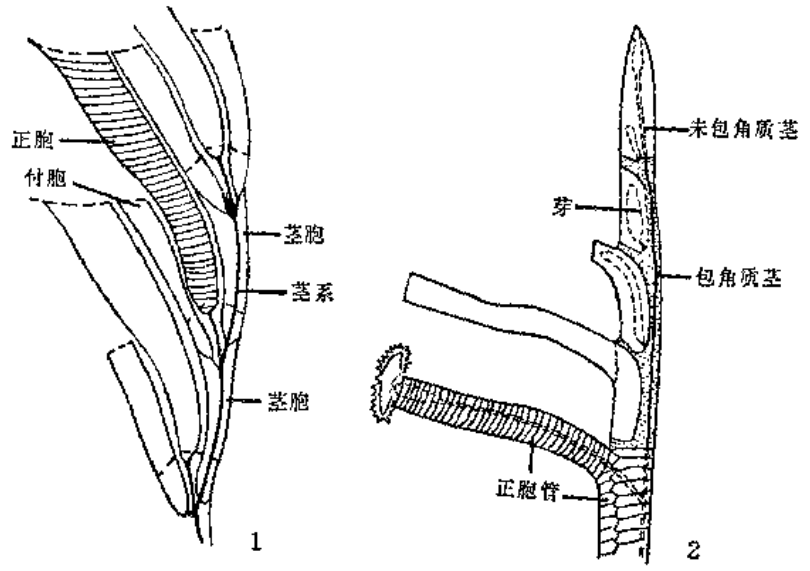


图 17—52　树形笔石和杆壁虫比较

1—树形笔石，2—杆壁虫

第十八章　脊椎动物亚门(Vertebrata)

一、概　　述

（一）脊椎动物的特征

脊椎动物的身体左右对称，体内具脊柱，整个身体可以分为头、躯干和尾三部分，躯干部具附肢（鳍或四肢）。中枢神经系统在身体的背侧，循环系统在腹侧，与无脊椎动物恰好相反。脊椎动物具内骨骼，支撑整个身体。体外常着生毛、鳞、羽、棘刺及爪、外骨板等。

脊椎动物的内、外骨骼及牙齿、鳞片等容易保存为化石。人们对地史时期古脊椎动物的了解多借助于骨骼或牙齿。由于内骨骼及牙齿等生于动物体内，动物身体各部的功能及形态可以由它们充分反映出来，因此可以较清楚的显示出动物的世系，而使古脊椎动物化石在地质学及生物学领域具有重要意义。

（二）器官相关定律与威廉斯登法则

生物学领域中，一些为人所熟知的重要定律如重演律、进化不可逆性等，与古脊椎动物学的研究有着密切的关系，其中器官相关定律与威廉斯登法则在古脊椎动物化石的研究中更有实际意义。

器官相关定律为法国著名古生物学家居维叶（G. Cuvier, 1769—1832）所创立。指出“一个器官的变化引起另外器官的变化”。由于脊椎动物身体结构复杂，其各个器官、系统之间互相依赖、互相制约，作为动物身体一部的某个器官由于生活条件的影响而发生变化时，必然影响到其他部分发生相应的变化。例如，可以根据哺乳动物的牙齿的齿冠结构及形状等推论这个动物的食性、上颌及下颌的形状、生态等，并可进一步推测其它身体形态特征。再如，食草动物的牙齿齿列中，前臼齿臼齿化，齿列拉长，上、下颌变得粗壮，头骨也变大、拉长，甚至头上长出各种角。相应地，其颈部及背部脊椎的神经棘均较发育以供强大的肌肉韧带附着，以保证增加了重量的头部能运动自如。

脊椎动物在进化发展过程中，由低等到高等。其骨骼数目有极大变化，总的趋势是数目减少。从低等门类到高等门类有这种趋势，同一门类的较原始类别与较进步类别之间也有这种趋势。在脊椎动物头骨骨片数目的变化上尤为显著。如原始硬骨鱼类的头骨具180多块骨片；较进步的硬骨鱼约为100多块；古两栖动物及古爬行动物头骨骨片数目在95—50块之间。哺乳动物头骨骨片的数目已减少为35块、人类头骨骨片则只有28块，其中还包括中耳的三块很小的耳骨。

这一规律通常被称为威廉斯登法则（Williston's Law）。

进化不可逆性及重演律在古脊椎动物研究中也起着重要作用，尤其是用于研究较高分类阶元的脊椎动物之间的关系和某一生物门类中不同地史时期化石代表的亲缘关系等方面。

（三）脊椎动物在动物分类系统中的地位及其地史分布

脊椎动物属于脊索动物门中的脊椎动物亚门(Vertebrate)，亦称有头亚门（Craniata），仅胚胎期具脊索。自志留纪至现代。化石极多，对地层划分对比及生物进化理论的研究均具重要意义。脊椎动物各纲的地史分布见图 18—1。

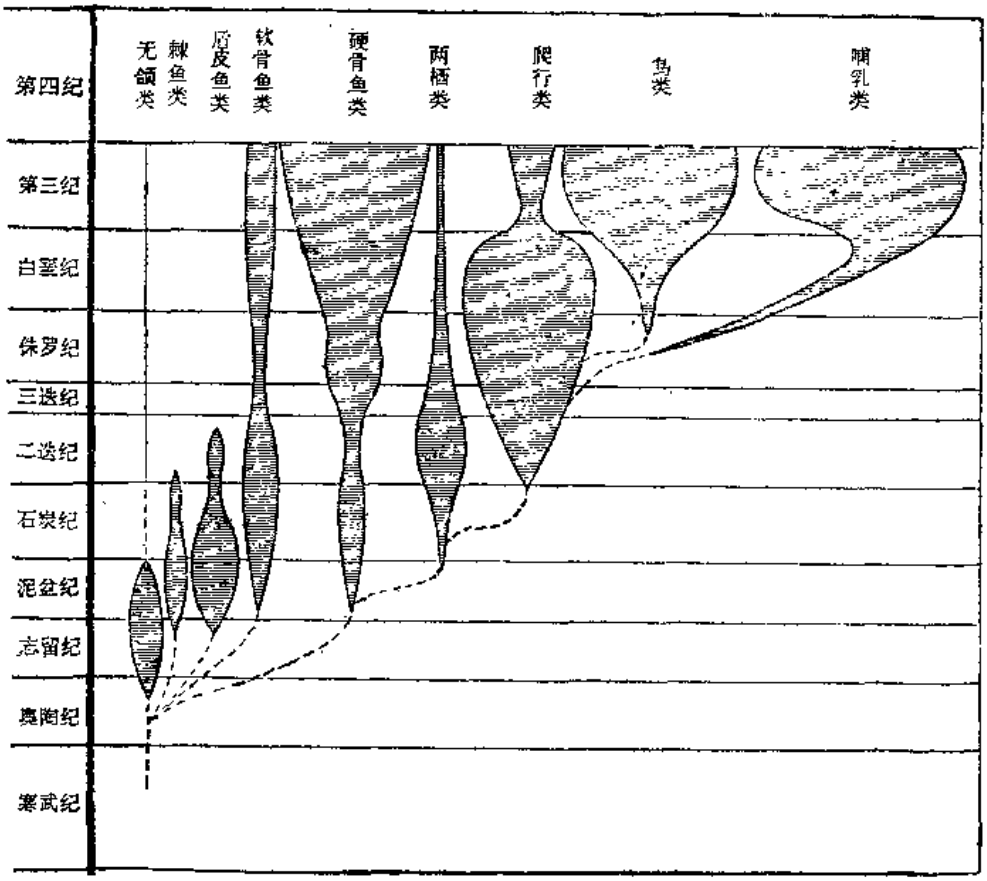
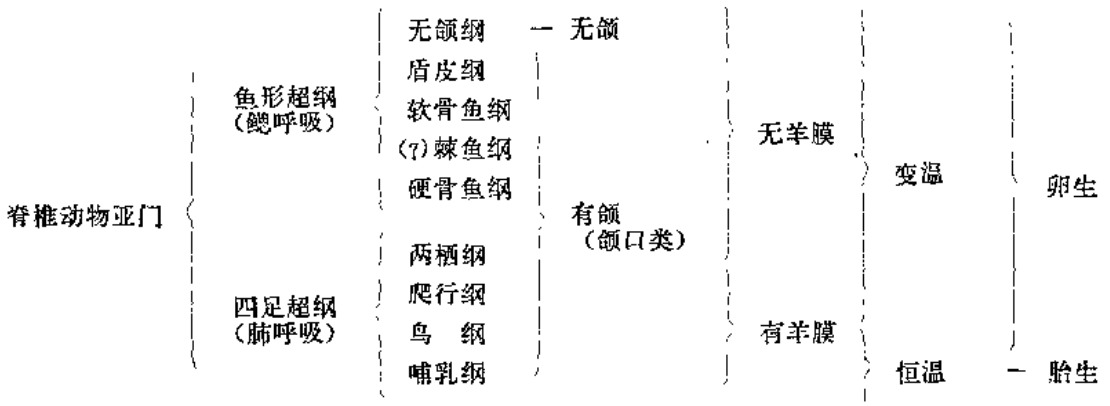


图 18—1 脊椎动物各纲的地史分布

在英国上志留统中曾发现一个名为莫氏鱼（*Jamoytieus*）的鱼形化石，有人认为它是头索动物。但因化石保存不好，难于确定其确切分类位置，有人主张可能属于无颌纲的七鳃鳗目或缺甲目。

（四）脊椎动物的分类

脊椎动物的分类涉及到化石时就更加复杂化。因此，现代动物学家常用的脊椎动物分类系统与古生物学家所习用的并不十分一致。古生物学中一般分为八个纲，目前也有人从其中划分出一些新的纲。随着对古脊椎动物化石的新发现与研究的深入，新建立的纲以下的分类阶元正在日益增多。超科及科以下阶元不在教科书讨论范围以内，对于较高分类阶元则以被普遍接受的观点为准，而对不同意见略作介绍。



二、无颌纲(Agnatha)

（一）无颌纲的特点及圆口类（Cyclostomata）

1．无颌纲的特点　无颌纲为脊椎动物中最原始的一类，水生，无真正的上、下颌，耳区只有两个半规管，无对鳍（化石无颌类头后具一对对鳍），体内无骨化的中轴骨骼，化石无颌类体外常有骨质甲片或鳞状小甲片。比较肯定的化石无颌类发现于志留纪晚期，泥盆纪为其繁盛期，泥盆纪以后绝大部分无颌类均已绝灭，现生圆口类为无颌类中残存的特化的后裔。

2．圆口类（Cyclostomata）是无颌纲的现生代表，体细长如鳗，体外无鳞片，背部的长背鳍向后延伸达尾部，无对鳍。眼位于头顶；单鼻孔，位于两眼之间。咽部有七对鳃孔。口位于头部的腹面，无上、下颌，仅具一吸盘状圆孔，其四周有尖利的锉刀状小齿。大多以吸盘状的口吸附于鱼类体上营寄生生活（图18—2）。最常见的为七鳃鳗（*Petromyzon*）和盲鳗（*Myxine*）。

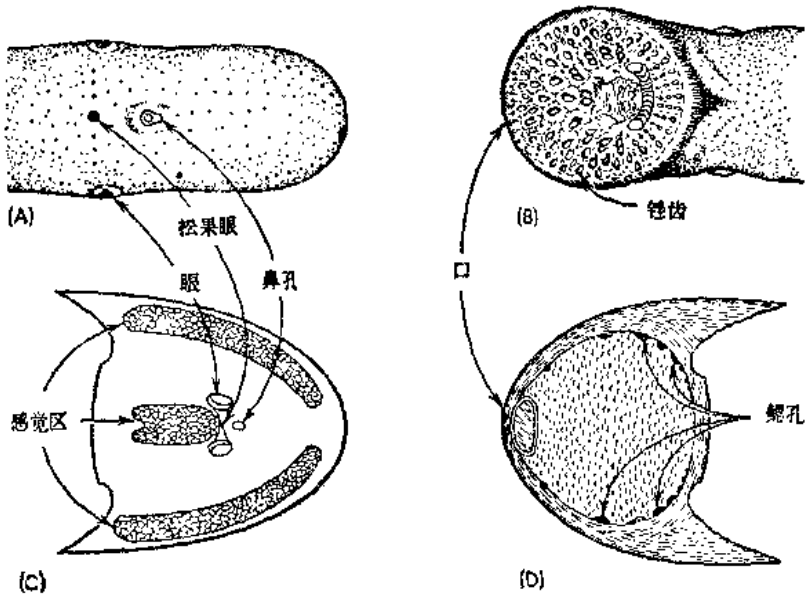


图 18—2　无颌类头部的比较

(A)和(B)现代七鳃鳗；(C)和(D)泥盆纪头甲鱼；A、C为背面；B、D为腹面

现生圆口类虽已特化，并有些退化，但从它们的一些构造性质上可借以了解最早的原始脊椎动物的情况。

3．脊椎动物的最早期历史　现在已知最早的脊椎动物化石是发现于寒武纪和奥陶纪地层中的破碎骨片，多数人认为它们可能属于无颌类。过去只发现于美国柯罗拉多州及加拿大安大略地区的奥陶纪淡水沉积中。后来，在澳洲、斯匹茨卑尔根群岛，格陵兰等地早奥陶世沉积中发现了碎骨片化石。最近，在美国怀俄明州晚寒武世的海相沉积物中发现了碎骨片化石。这一发现改变了关于最原始的脊椎动物发源于淡水水域的假设。

（二）无颌纲的分类及化石保存特点

无颌纲包括两个亚纲：

1．骨甲亚纲（Osteostraci）　又称头甲鱼形亚纲（Cephalaspidomorpha）或单鼻孔亚纲（Monorhina）。具单一的鼻孔，有较多的鳃孔。化石类型具骨质头盾。包括头甲鱼目（Cephalaspida）、缺甲鱼目（Anaspida）和盔甲鱼目（Galeaspida）。头甲鱼（*Cephalaspis*）具扁平的头甲，身体后部覆有长形鳞片，头甲上具一对眼孔和一个松果孔、一个外鼻孔。头甲两侧和后部有发电区（图 18—2）。缺甲类化石不多，小型，头部由许多小骨片覆盖，其背面部分愈合成一片。尾鳍背叶短于腹叶。这两类化石在我国尚未发现，在欧洲及北美均有不少发现，半环鱼（*Hemicyclaspis*）为欧洲早泥盆世常见的头甲鱼类（图 18—3）。

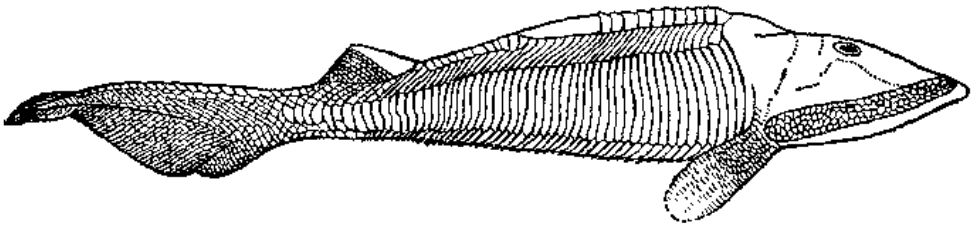


图 18—3　穆氏半环鱼*Hemicyclaspis murchisoni*（Egerton）复原图

约×4/7，英国，早泥盆世

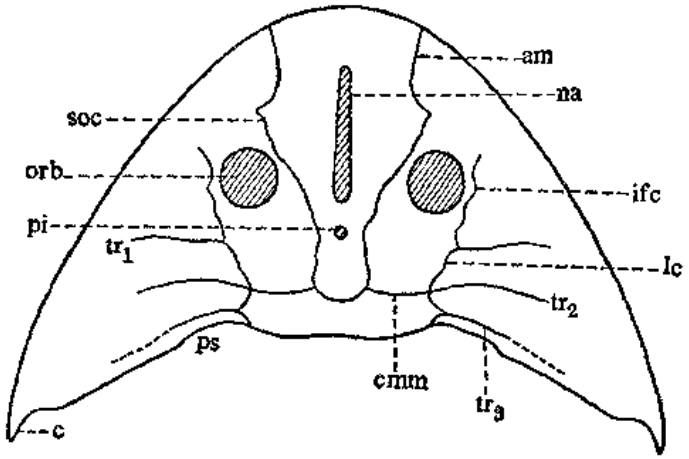


图 18—4　徐家冲盔甲鱼头甲*Galeaspis xujiachongensis* Liu背视

云南，泥盆纪，×4/5

am—前缘沟；c—胸角；cmm—背中联络沟；ifc—眶下沟；lc—主侧线沟；na—眶孔；orb—眼孔；pi—松果孔；soc—眶上沟；ps—胸窦；tr_{1-3}—主侧线沟横枝1—3

盔甲鱼目（Galeaspida）是产于我国西南的骨甲亚纲的代表。它们与头甲鱼目不同，除无发电区和前面三对鳃弓退化外，感觉沟系统亦有差别，鼻孔形状及位置与头甲鱼目亦不相同。我国云南、四川早泥盆世地层中有南盘鱼（*Nanpanaspis*）和盔甲鱼（*Galeaspis*）等（图18—4）

现存的无颌纲代表——圆口类，也属于骨甲亚纲，但由于长期营寄生性生活，在形态及结构上已有很大变化。也有人主张由它们构成一个独立的圆口亚纲，包括七鳃鳗目和盲鳗目。还有人将它们分别归属于两个亚纲，七鳃鳗目属骨甲亚纲，盲鳗目属异甲亚纲。

2．异甲亚纲（Heterostraci）　或称鳍甲鱼形亚纲（Pteraspidomorpha）、双鼻孔亚纲（Diplorhina），具发育的甲胄，但其中无真正的骨细胞。头甲具口孔、眼孔和松果孔，无外鼻孔而具一对内鼻孔。

异甲亚纲包括鳍甲鱼目（Pteraspida）、盾鳞目（Coelolepida）和多鳃鱼目（Polybranchiaspida）。鳍甲鱼类的头甲由一个大的甲片和一些小骨板构成（图18—5）。盾鳞目通常无甲胄而体表有齿质小鳞片。前者产于欧、亚及北美洲，我国南京附近志留纪地层中发现的杯甲鱼类化石——江苏鱼（*Kiangsuspis*）即属鳍甲鱼目，化石为头部腹面的甲片。盾鳞目则仅见于欧洲及北美，化石不多。

多鳃鱼目（Polybranchiaspida）是我国南方所特有的异甲类。其头部及躯干前部被背、腹两块甲片所包裹。腹甲小，两侧可见外鳃孔。（图18—6）我国南方有多鳃鱼（*Polybranchiaspis*）、华南鱼（*Huananaspis*）、亚洲鱼（*Asiaspis*）等。

贵州泥盆纪地层中发现的副都匀鱼（*Paraduyunaspis*）等保存了较好的脑颅内部构造（图18—7）。

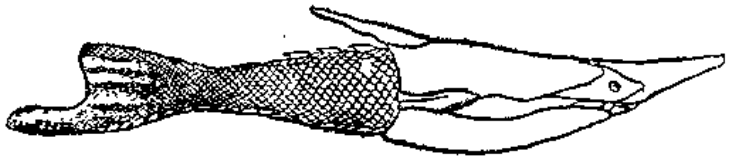


图 18—5　鳍甲鱼*Pteraspis rostrata* (Agassiz) var. *toombsi* White复原图
约×0.4，英国，早泥盆世

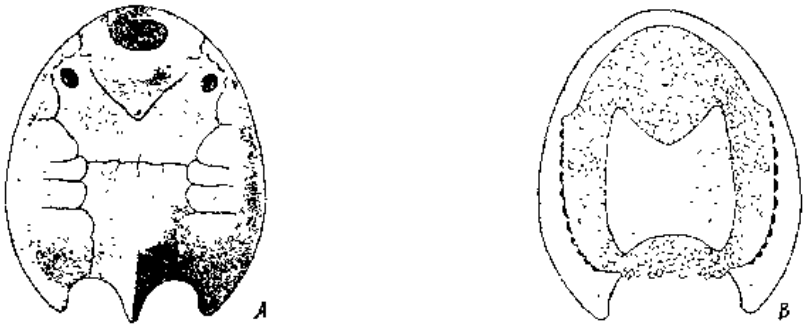


图 18—6　廖角山多鳃鱼*Polybranchiaspis liaojiaoshanensis* Lin头甲的背视（A）及腹视（B）
×2/3，云南，泥盆纪

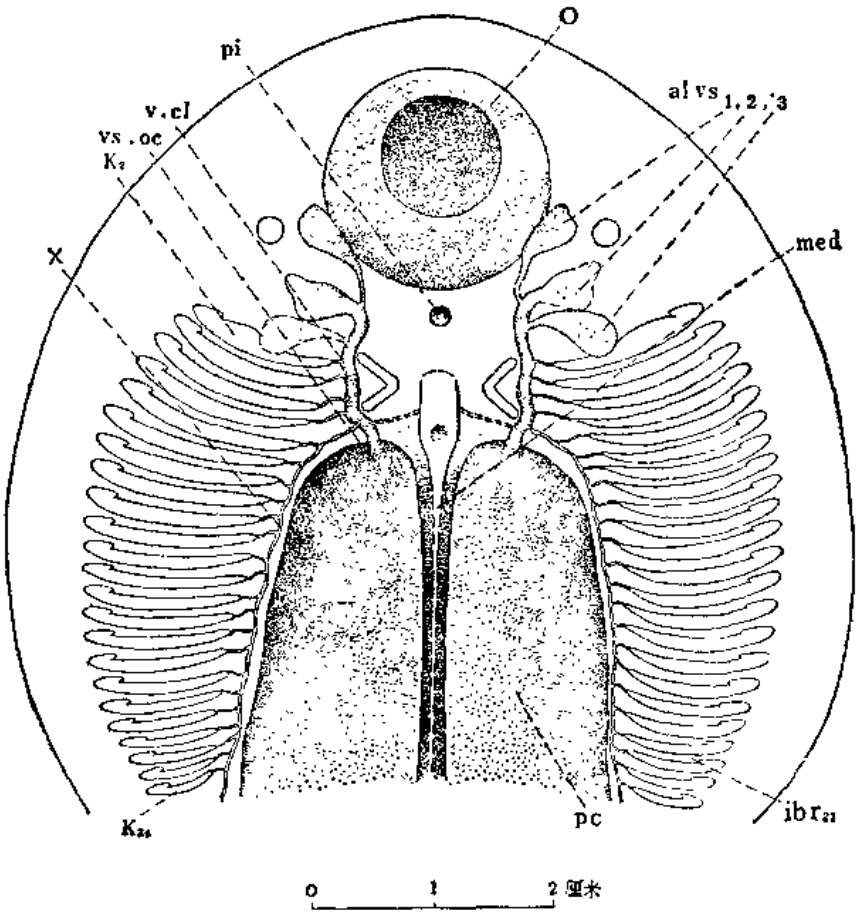


图 18—7 副都匀鱼*Paraduyunaspis hezhangensis* P'an et Wang

贵州，泥盆纪；$alvs_{1-3}$—前往主侧静脉窦；ibr—鳃间骨；K—鳃囊；med—延脑；o—口孔；pc—后鳃区（围心区）；pi—松果孔；x—迷走神经主干；vcl—静脉主侧管；vs、oc—后鳃区静脉窦

三、盾皮纲(Placodermi)和棘鱼类(Acanthodii)

（一）颌的出现

颌的出现在脊椎动物进化中具有重要意义，它使脊椎动物能够有效地捕食。颌是由原始脊椎动物的鳃弓发展来的。原始脊索动物的鳃弓数目很多，可达十余对。头甲鱼类亦有十对，后来，前面几对鳃弓有些消失了，其中一对变成上、下颌。这不全是猜测，而是以鱼类胚胎发育及鲨类头部脑神经的分布等为基础提出的（图18—8，18—9）

（二）奇鳍和偶鳍，尾鳍类型

盾皮类及软骨鱼类、硬骨鱼类具有真正的鳍。背、臀、尾鳍不成对，统称奇鳍。有些原始鱼类背鳍亦为两个，但先后排列，不属偶鳍。胸鳍及腹鳍均左右各一个，结构对称，统称偶鳍，有时亦称对鳍（图18—10）。鳍内有骨质棘称鳍棘，还有分节和端部分叉的支持物称鳍条。鳍条及鳍棘的数目及排列情况，对鉴定鱼类化石有着重要作用。有些鱼类的鳍的最前端有粗大棘刺。

鱼类的尾鳍可以分为不同的类型（图18—11）

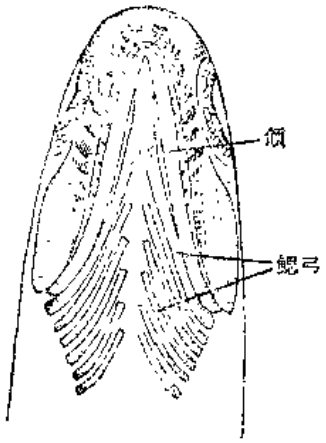


图 18—9 上、下颌和鳃弓的关系（一）。
从裂口鲨头骨腹侧，可以看到上、下颌和鳃弓均呈V形排列

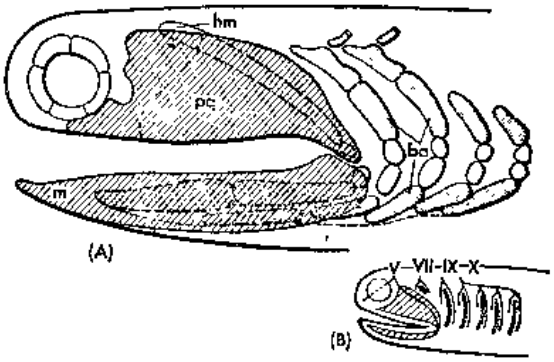


图 18—9 上、下颌和鳃弓的关系（二）。
（A）棘鱼（*Acanthodes*）的原始上、下颌和鳃弓成分的相似；（B）鲨类头部第五对脑神经分别通入上、下颌，其余各对则分别通入鳃孔的前后二侧。
ba—鳃弓；hm—舌颌骨；m—下颌骨；pq—腭方骨；V、Ⅶ示脑神经第五对及第七对

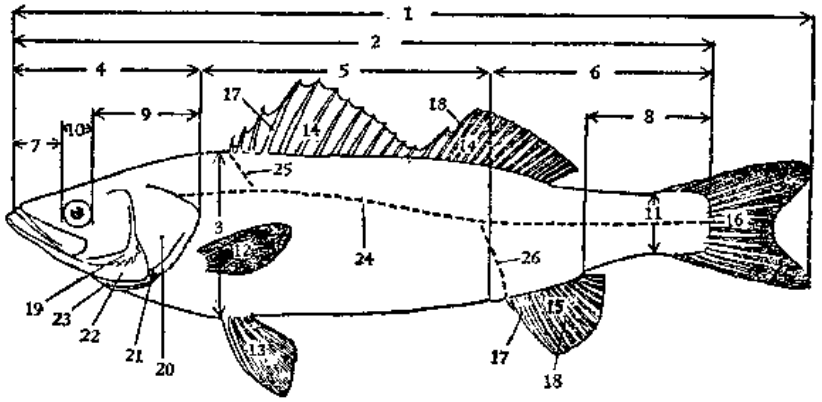


图 18—10 硬骨鱼类之外形及测量部位
1—全长；2—体长；3—体高；4—头长；5—躯干长；6—尾长；7—吻长；8—尾柄长；9—眼后头长；10—眼径；11—尾柄高；12—胸鳍；13—腹鳍；14—背鳍；15—臀鳍；16—尾鳍；17—鳍棘；18—分叉鳍条；19—前鳃盖骨；20—鳃盖骨；21—下鳃盖骨；22—间鳃盖骨；23—鳃条骨；24—侧线；25—侧线上鳞；26—侧线下鳞

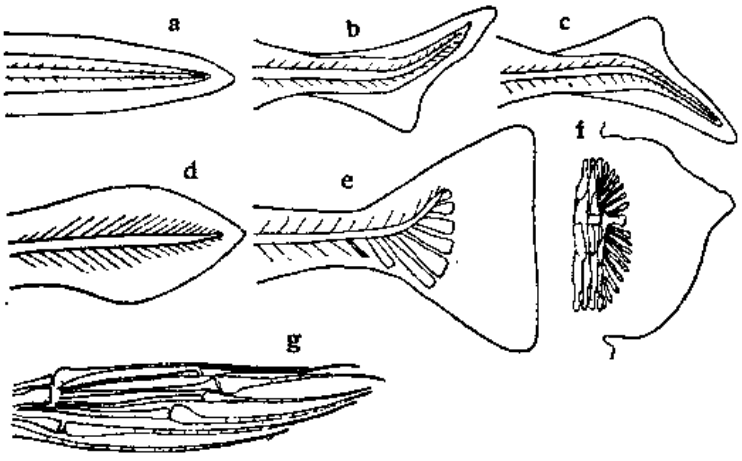


图 18—11 鱼类尾鳍类型
a—原尾（Protocercal tail）；b—歪尾（heterocercal tail）；c—倒歪尾（reversed heterocercal tail）；d—对生尾（diphicercal tail）；e—正形尾（homocercal tail）；f—桥尾（gephyrocercal tail）；g—叶尾（leptocercal tail）

1．对生尾　脊柱延伸到脊柱末端，常见于原始的鱼类。亦有称这种尾型为原尾者。有人认为真正的原尾是没有鳍条的皮褶（18—11 a），仅见于少数圆口类中。对生尾常见于总鳍类、肺鱼类，侧棘鲨等（图18—11 d）。

2．歪形尾　尾部脊柱延入尾鳍上叶，尾鳍上（背）叶长于下（腹）叶（图18—11 b），常见于软骨鱼类和硬鳞鱼类。有些脊柱伸入下叶，下叶长于上叶者称为歪尾（图18— c），见于无颌类及鱼龙。

3．半歪尾　尾部脊柱只部分伸入背叶，其尾鳍外形轮廓已接近正形尾，在全骨鱼类中常见，辨认时除注意脊柱末端形态外，尚可从体外鳞片被盖情况判断。

4．正形尾　尾鳍背、腹叶几乎完全对称，背柱末端两节或三节尾椎骨上弯，最后几个脊椎的脉弓形成宽扁的尾下骨（图 18—11 e）。目前在真骨鱼的分类中，尾鳍及尾部骨骼的形态特征极为重要。

5．正形尾发生变异可以形成叶尾（或尖尾），尾细弱，脊柱末端尖。桥尾又称拟圆尾亦由正尾变异而形成，尾鳍由背鳍与臀鳍合并，尾部脊椎及脉弓相接合。等尾（或同尾，isocercal tail）也是变异而产生的，它的上下两部分的鳍条完全相等，被一条径直向后延伸而渐缩小的脊柱所平分，可能是背鳍及臀鳍鳍条会于身体后部形成的。

（三）盾皮纲的特点及分类

盾皮纲有原始的颌，具对鳍和典型的背鳍，第一对鳃裂不形成喷水孔，具鳃盖或类似的板片。

盾皮类种类多而庞杂，完全可能是系统分类中不同的类群被人为地归纳在一起的。目前分为：

1．节颈鱼目（Arthrodira）　存在于泥盆纪的大型具骨甲的盾皮鱼类，亦称节甲类。

2．褶齿鱼目（Ptyctodontida）　小型具甲，种类不多，个别属可延续至石炭纪。

3．叶鳞鱼目（Phyllolepida）　体扁平，具甲片，种类极少，发现于泥盆纪。

4．扁平鱼目（Petalichthyida）　亦译瓣鱼目，具头甲及胸盾，与节颈类相近，只有一个属可延续至石炭纪。

5．硬鲛目（Rhenanida）　体扁平、具小骨板，胸鳍大，形似魟鳐类，是盾皮类中形体很特殊的一类，生存于泥盆纪。过去曾称莱茵鲛。

6．古椎鱼目（Palaeospondyloides）　只有两个属，分类位置不明，暂时放于盾皮类中。其中一个古椎鱼属发现于泥盆纪，另一属发现于二叠纪。

7．胴甲目（Antiarchi）　小型盾皮类，身披坚厚甲片，胸肢亦包有甲片。生活于泥盆纪。我国发现化石较多。

（四）盾皮纲的化石代表

1．节颈鱼目　泥盆纪时极为繁盛的较大型的盾皮鱼类。头部及胸部被骨甲所包裹，颈部有关节，可容许上颌与头部一起开闭，而下颌不会活动（图 18—12）。外形与后来的硬骨鱼类近似，但腹部平扁。欧洲、北美和斯匹茨卑尔根发现化石较多，美国泥盆纪的恐鱼（*Dinichthys*）可作为其代表（图18—12），粒骨鱼（*Cocoosteus*）为小型节颈类（图18—13）。我国四川中泥盆统的江油鱼（*Kiangyusteus*）化石只发现了少数甲片。近年在西南有新的发现，如斯氏鱼（*Szeaspis*）和贵州鱼（*Kueichowlepis*）等，它们均属于节甲类中的长胸类，即其与胸甲相关节的胸鳍基长（宽），属于较原始的节甲类。恐鱼与粒骨鱼则

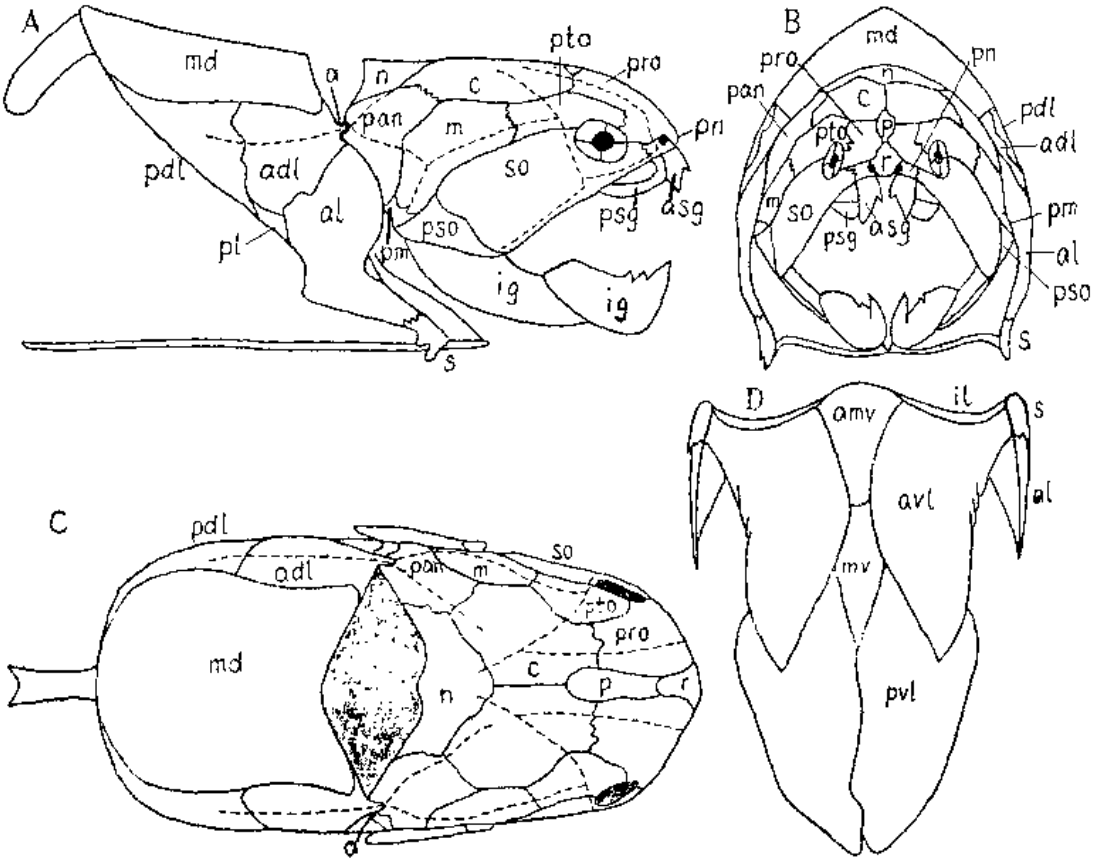


图 18—12 恐鱼（*Dinichthys*）骨甲结构

A—侧视；B—前视；C—背视；D—腹视。骨甲长约3.2米；a—颈部关节；adl—前背侧片；al—前侧片；amv—中腹片；asg—前上颌片；avl—前腹侧片；c—中央片；ig—上颌片；il—内侧片；m—缘片；md—中背片；mv—中腹片；n—颈片；p—松果片；pan—副颈片；pdl—后背侧片；pl—后侧片；pm—后缘片；pn—后鼻片；pso—后眶下片；pra—眶前片；psg—后上颌片；pto—眶后片；pvl—后腹侧片；r—吻片；so—眶下片

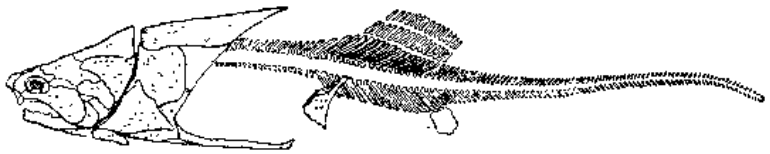


图 18—13 粒骨鱼*Coccosteus decipiens* Agassiz

约×1/4，苏格兰，中—晚泥盆世

属于较进步的短胸类，我国有盘溪鱼（*Panxiosteus*）为其代表。

2．扁平鱼目化石数量相对较少，其骨甲特征近于节颈类，但其身体扁平，躯甲左右具长棘状骨板，骨板边缘具锯齿。躯甲以后的身体上满布骨质鳞片。一般体长50厘米左右。近年我国四川、云南等地泥盆纪地层中发现扁平鱼类化石，如四川早泥盆世的新瓣鱼（*Neopetalichthys*）。

3．胴甲鱼目 我国泥盆纪地层中较常见。头甲及胸甲均由较多的骨片组成，其胸鳍亦由数列多角形骨片所包裹。一般体形较小，如武定鱼（*Wudinolepis*）头胸甲长不足2厘米，具对称的花纹。最常见的是中泥盆世的沟鳞鱼（*Bothriolepis*，图18—14）。我国晚泥

盆世有中华鱼（*Sinolepis*）也是小型的胴甲类。我国南方早泥盆世发现的云南鱼（*Yunnanolepis*）是我国特有的胴甲类，也是目前已知最早的胴甲类，具有明显的原始特征，如后背侧片与后侧片不愈合为混合侧片以及具有简单的胸肢关节等。

胴甲类的头甲、胸甲及胸肢各骨片的形状及相互关系是重要鉴定特征（图18—15）。

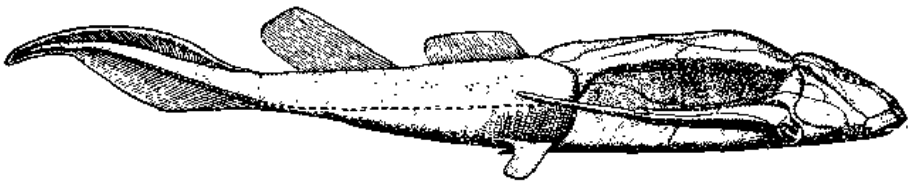


图 18—14 沟鳞鱼*Bothriolepis canadensis*
(Whiteaves) 复原图，×2/5，加拿大，晚泥盆世

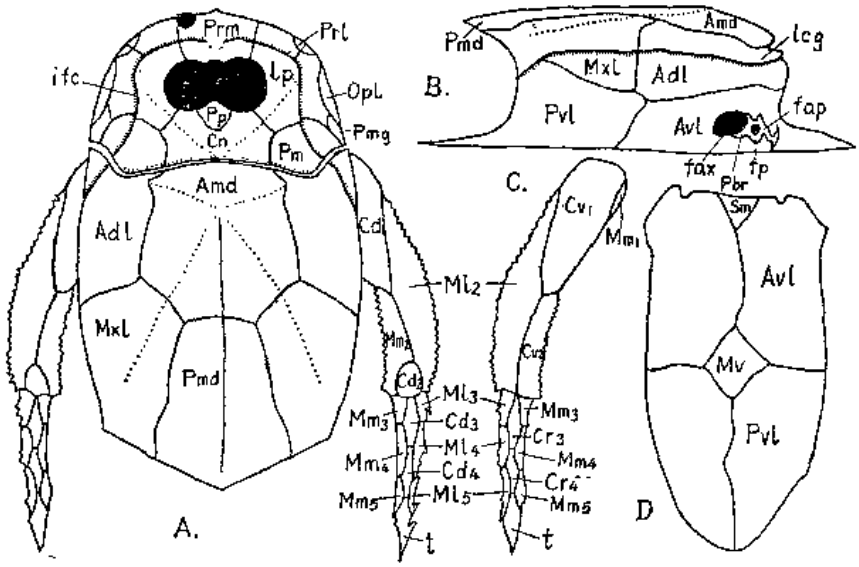


图 18—15 沟鳞鱼头甲及胸甲构造图

A—背视；B—胸甲侧视；C—胸肢腹视；D—胸甲腹视；Adl—前背侧片；Amd—前中背片；Avl—前腹侧片；Cd—背中片；Cn—中颈片；Cv—腹中片；fap—突关节；fax—腋孔；fp—肢突漏斗；ifc—眶下感觉沟；lcg—侧线管；Lp—侧片；Ml—侧缘片；Mm—中缘片；Mxl—混合侧片；Mv—中腹片；Opl—外侧片；Pbr—肩突；Pm—副颈缘片；Pmd—后中背片；Pmg—后缘片；Pp—后松末片；Prl—前侧片；Prm—前中片；Pvl—腹侧片；Sm—半月片；t—端片

（五）棘鱼纲（Acanthodii）

1．棘鱼纲的特征　棘鱼类为一较原始的有颌动物，体小，外被斜方形或菱形的甲片或鳞片，眼大、吻短，内骨骼发育，具奇鳍和偶鳍。其胸、背、腹、臀鳍前均有一硬棘，有些种类的胸腹鳍之间尚有附加的硬棘数对。这些硬棘常可保存成为化石（图18—16）。其鳃盖骨由数块小骨片组成。

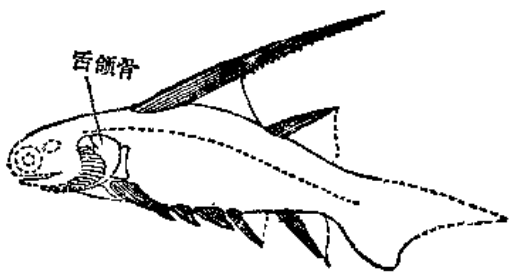


图 18—16 棘鱼*Parexus incurvus*
Agassiz复原图
×0.6，苏格兰，早泥盆世

2．棘鱼类的分类位置　由于棘鱼类所具有的原始颌骨构造方式（颌后第一对鳃弓的上部扩

大变成舌颌骨）以及它是地质历史中最早出现的有颌动物等原因，对棘鱼类的分类位置有不同看法。过去曾将其置于盾皮纲；现有人认为它可能是硬骨鱼类的远祖，将其置于硬骨鱼纲，有人则建立为一个独立的纲。

3．棘鱼纲的化石代表　棘鱼类化石多发现于早泥盆世，近来有人认为晚志留世即已出现。栅鱼（*Climatius*）为其典型代表。化石多为不同部位的鳍刺、胸鳍间刺及其碎片。我国最早发现的为产自云南的亚洲棘鱼（*Asiacanthus*），近来在湖北、广西、安徽等地发现棘鱼化石产地多处。

四、软骨鱼纲(Chondrichthyes)

（一）软骨鱼纲的特征及化石保存类型

软骨鱼纲的内骨骼全为软骨质，除少数种类外，均在海中生活。化石出现于中泥盆世，当时即相当繁盛，后来稍衰退。在地史时期内，它的发展较稳定，既未十分繁盛，也未十分衰减。

软骨鱼类的骨骼很难保存为化石，保存为化石者一般均为其牙齿、鳍刺等。由于许多软骨鱼类肠内有螺旋瓣，因此常见一些鱼粪化石上具有旋纹。我国贵州、四川等地曾发现鱼粪化石。

（二）软骨鱼纲的分类及重要化石代表

软骨鱼纲分为两个大类，板鳃亚纲(Elasmobranchii)包括现代鲨类、鳐类和已绝灭的古代鲨类。下分五个目：裂齿鲨目（Cladoselachiformes）是最原始的化石鲨类，具两接型颌关节（图18—17），发现于泥盆纪至二叠纪地层中，其牙齿可保存为化石，多呈笔架状（图18—18）。侧棘鲨目（Pleuracanthodiformes）主要是一些晚古生代的淡水鲨类，具两接型颌关节，但背鳍长。尾鳍对生型，末端尖。偶鳍双列型与肺鱼类近似。头后具一长刺。其牙齿由三个齿叶构成(两个分开的大尖，中有一小尖)。它是鲨类进化中的一个旁支（图18—18）。异齿鲨目（Heterodontiformes）由较原始的鲨类组成，是一个较小的目它具有压碎用的牙齿（图18—20,6）。六鳃鲨目（Hexanchiformes）也是一个较小的目，都是一些肉食性的种类（图18—23）。鼠鲨目（Lamniformes）是软骨鱼中最大的一个类群，具舌接型悬颌方式，包括现代的鲨类及鳐类（图18—23）。我国台湾及新疆第三纪及第四纪海相地层中曾发现鲨类牙齿化石，如鲭鲨（*Isurus*）等。

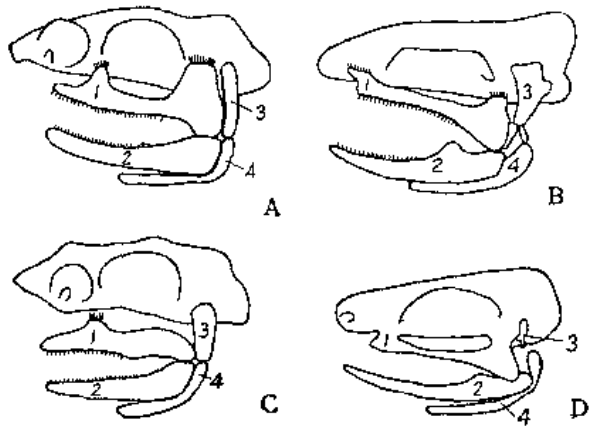


图 18—17　颌骨悬挂方式示意图

A—原始鲨类如裂口鲨的两接型头骨，上颌以韧带与脑颅相接，舌弓又以韧带连结头骨与上、下颌；B—硬骨鱼类的变型的舌接型头骨；C—较进步鲨类如鲛类的舌接型头骨，上、下颌以舌颌骨连于脑颅；D—自接型头骨，上颌骨与脑颅愈合，舌颌骨退入中耳成为耳柱骨，由上颌的方骨与下颌的关节骨相连，两栖类及爬行类多属此型。哺乳类则由齿骨与颞骨相接特称为颅接型。1—腭方软骨；2—梅氏软骨或下颌；3—舌颌软骨；4—舌骨

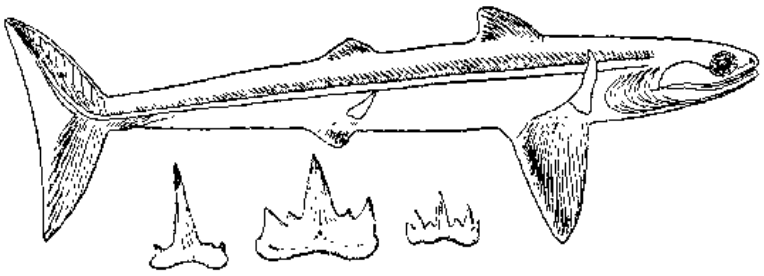


图 18—18　裂口鲨*Cladoselache fyleri* Newb复原图及其牙齿

×$^{2}/_{15}$，美国，晚泥盆世

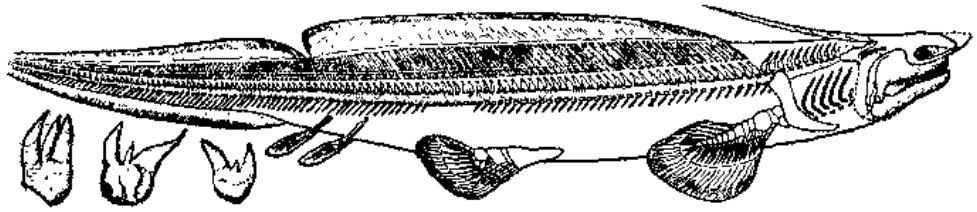


图 18—19　侧棘鲨*Xenacanthus*[*Pleuracanthus*]*decheni* Goldfuss的复原图及其牙齿

约×$^{1}/_{6}$，德国，早二叠世

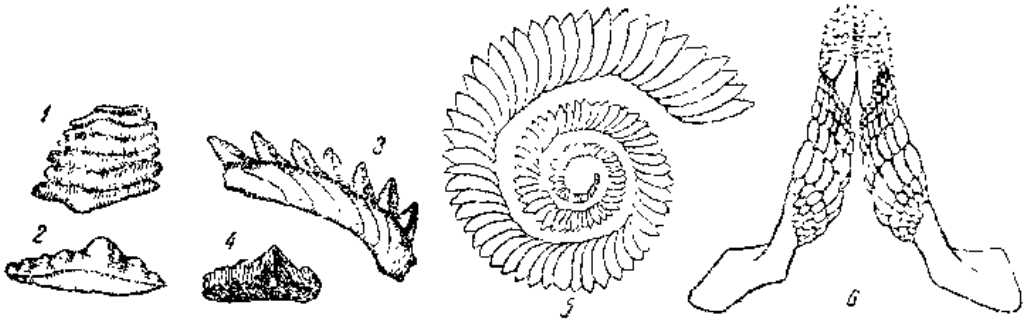


图 18—20　古代鲨类牙齿化石

1—石炭纪的岭鲨（*Orodus*）齿冠视；2—侧视；3—石炭纪旋齿鲨（*Edestus*）齿列一段；4—三叠纪弓鲛（*Hybodus*）齿侧视；5—早二叠世旋齿鲨太阳鲨（*Helicoprion*）的一个螺旋齿裂；6—异齿鲨虎鲨（*Heterodontus*）的下颌，及其牙齿

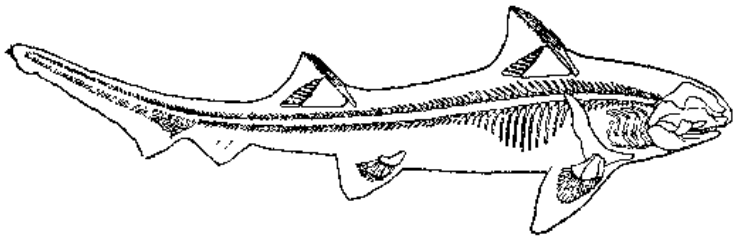


图 18—21　弓鲛*Hybodus hauffianus* Fraas复原图

×$^{1}/_{30}$，德国，早侏罗世

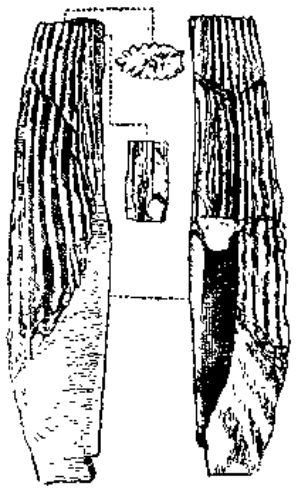


图 18—22　后甸弓鲛（*Hybodus houtienensis* Young）的鳍刺

×0.6，云南，晚三叠世

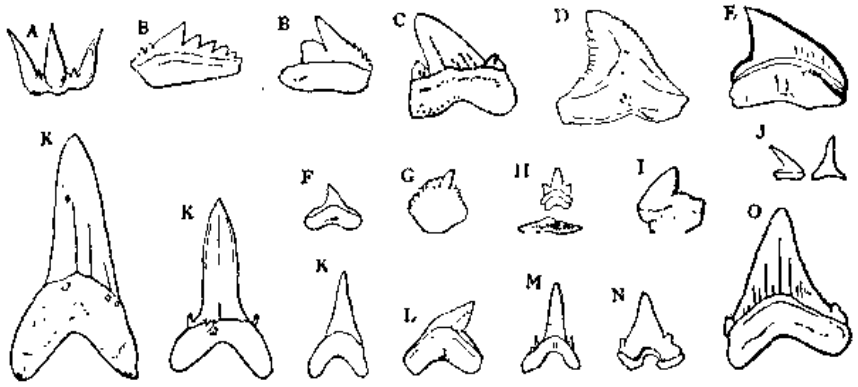


图 18—23 白垩纪至第三纪鲨类的牙齿

A—皱鳃鲨 (*Chlamydoselache*)，N—R；B—六鳃鲨 (*Hexanchus*)，J—R；C—耳鲨 (*Otodus*)，K—Q；D—半锯鲨(*Hemipristis*)，Pg—R；E—鸦角鲨(*Squalicorax*[*Corax*])；K—Pg；F—双髻鲨(*Sphyrna*)，Pg—R；G—护士鲨 (*Ginglymostoma*)，K—R；H—虎鲨 (*Heterodontus*)，前部和后部的牙，J—R；I—角鲨 (*Squalus*)，K—R；J—扁鲨 (*Squatina*[*Rhina*])，J_3—R；K—鲭鲨 (*Isurus*)，K—R；L—鼬鲨 (*Galeocerdo*)，Pg—R；M—铲吻鲨 (*Scaponorhynchus*)，K—R；N—星猫鲨 (*Scyliorhinus*[*Scyllium*])，K—R；O—噬人鲨 (*Carcharodon*)，K—R；O×1/5；I、J放大；其余×2/5

现代鲨类中的最原始代表是弓鲛 (*Hybodus*)，它们既具较原始的两接型头骨，又具有偶鳍基部狭长和具有鳍脚等进步特征（图 18—21）。有人将弓鲛类作为独立的目从鼠鲨目中分出。鲨类化石中最奇怪的当属旋齿鲨，对这些牙齿的着生部位有不同的猜测。我国有中华旋齿鲨 (*Sinohelicoprion*) 发现于浙江及西藏。

弓鲛等古生代鲨类化石除牙齿外，鳍刺亦较常见。我国三叠纪至侏罗纪地层中曾多次发现弓鲛的牙齿及鳍刺（图18—22）。

板鲨类的鳍刺曾被统称为鱼枪 (Ichthyodorulites)，其形状各异，大小悬殊，最大者长近一米，由于鳍棘是单独保存为化石的，因此其分类地位的确定也是较困难的。

缓齿鱼类 (Bradyodonta) 是分类地位尚未确定的晚古生代鲨类。目前发现的均为其齿板，少数保存较完好的化石可看出其体扁平，牙齿亦为扁平的磨盘状，显然适合于碾碎软体动物的壳。很可能是不同鲨中因食性及生态相近而引起的趋同的结果(图18—24)。过去曾归属于全头亚纲，现有人将其归属板鳃亚纲。

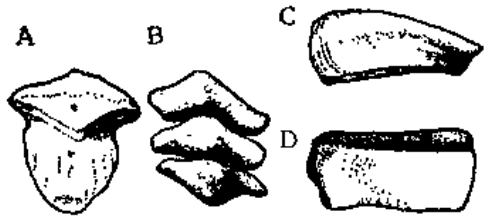


图 18—24 缓齿类及全头类的牙齿

A—瓣齿鱼*Petalodus*的牙齿；c—齿冠；r—齿根，×2/5，C—P；B—*Helodus* 三个牙齿的冠视，×1.2，D—P；C—盘齿类*Deltodus*齿冠视，×1/5，C—P；D—缓齿类 *Psammodus*，×2/5，D—C

全头亚纲 (Holocephali) 数量不多，现生代表分布于深海，具自接型头骨，全部均属于一个目——银鲛目 (Chimaeriformes)。化石类型中尚包括盘齿类 (Cochliodontiformes)，其牙齿大都呈方形、凸盘形等，适于压碎软体动物的壳，多见于晚古生代（图18—24 C）。

（三）软骨鱼类的分类位置

对于软骨鱼类的起源目前尚无一致意见。一般认为可能直接起源于盾皮类，而其软骨质骨骼是次生性的。不能认为硬骨鱼类的硬骨是从软骨鱼类演化而来的。二者完全可能是分别从盾皮类祖先类型中平行发展而来的。软骨鱼类对环境的适应亦可表明，它并不比硬

骨鱼更原始。依过去的习惯，将软骨鱼放在硬骨鱼前面叙述，但这并不表示软骨鱼在系统分类中处于较硬骨鱼更原始的地位。

五、硬骨鱼纲(Osteichthyes)

（一）硬骨鱼纲的特征

硬骨鱼类是脊椎动物中最大的一个纲，它适应于水生生活是最成功的。硬骨鱼类的内骨骼几乎全部为硬骨质，硬骨鱼类的鳞片亦为骨质。

在研究及鉴定鱼类化石时，头骨、鳍、尾部的特征最重要。

硬骨鱼类头骨包括百余片骨片，其中鳃盖、颅顶、吻部附近骨骼较为重要（图 18—25）。随着研究工作的深入，内颅骨骼的作用也日益增加，尤其是在详细进行古生物学研究时，更是这样。

鱼类各鳍的相对位置对于鉴定鱼类化石和分类研究是很有价值的。腹鳍的位置可从腹位前移到喉位。硬骨鱼类多具一个背鳍，但有些鱼类的背部尚有一个由皮及脂肪形成，内部不具鳍棘及鳍条的脂鳍，一般位于背鳍之后。

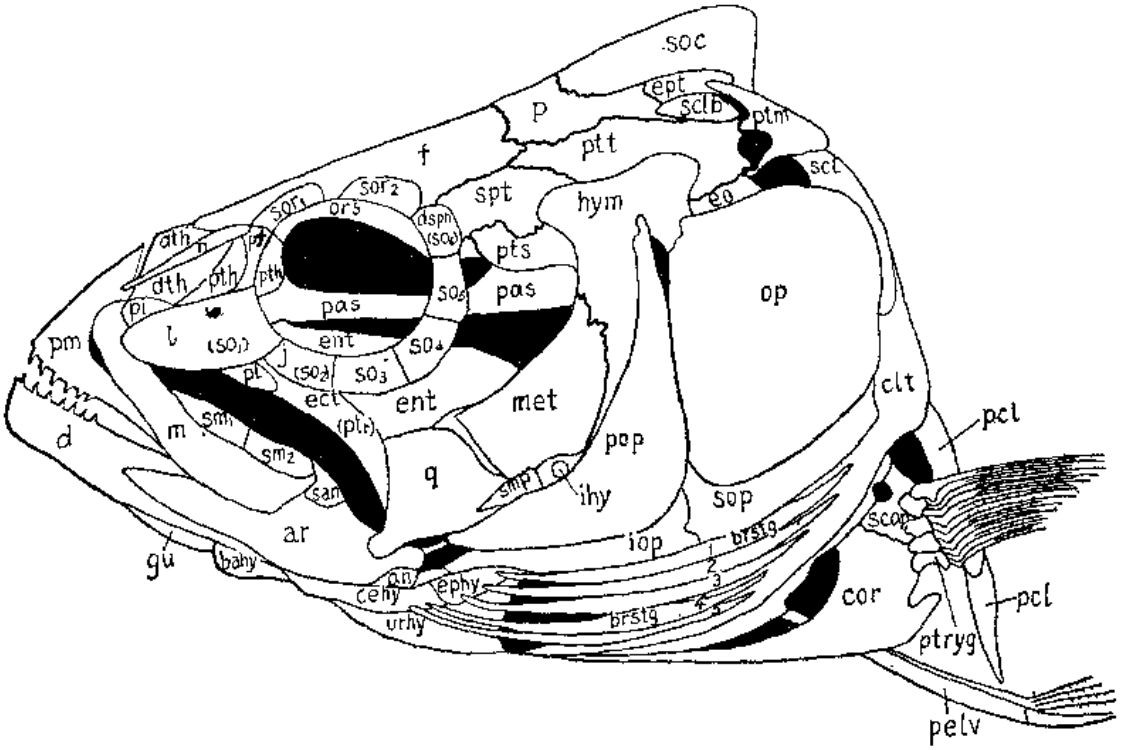


图 18—25 硬骨鱼类头骨综合模式图

an—隅骨；ar—关节骨；bahy—基舌骨；brstg$_{1-5}$—鳃条骨；cehy—角舌骨；cth—匙骨；cor—乌喙骨；d—齿骨；dsph—皮蝶骨或后眶骨；dth—皮肩骨；ect—外翼骨；ent—内翼骨；eo—外枕骨；ephy—上舌骨；ept—上耳骨；f—额骨；gu—颐骨；hym—舌颌骨；ihy—茎舌骨；iop—间鳃盖骨；j—颧骨；l—泪骨；m—上颌骨；met—后翼骨；n—鼻骨；op—鳃盖骨；ors—眶蝶骨；p—顶骨；palv—腰带或腹鳍骨；pas—付蝶骨；pcl—后匙骨；pf—前额骨；pl—腭骨；pm—前上颌骨；pop—前鳃盖骨；ptm—后颞骨；ptryg—鳍担骨；pts—翼蝶骨；ptt—翼耳骨；q—方骨；san—上隅骨；scap—肩胛骨；scl—上匙骨；sclb—鳞骨或上颞骨；sm—辅上颌骨；smp—续骨；so—下眶骨；soc—上枕骨；sop—下鳃盖骨；sot—上眶骨；urhy—尾舌骨

鱼类鳞片在分类上亦有重要意义。盾鳞为软骨鱼所特有，形似盾，基板部分埋于皮层内，尖椎状棘突露出体外（图18—26，18—27A）。硬鳞多为菱形，厚板状，表面具珐琅质层，硬鳞鱼类多具此种鳞（图18—27B，18—28）。圆鳞为骨鳞之一种，圆形，表面没有珐琅质，表面可见同心圆状生长纹，真骨鱼类多具此种鳞片（图18—27C）。栉鳞亦为骨鳞之一种，与圆鳞相似，只是在鳞片表面有小棘，其后缘有小锯齿（18—27D），海生真骨鱼类中有具栉鳞者。

图 18—26　盾鳞的切面，表示埋在皮层中的基板，与露出体外的棘状突

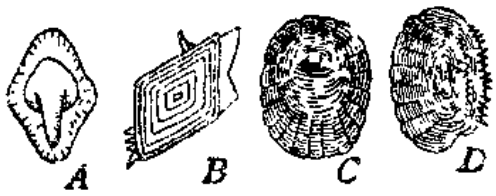


图 18—27　鱼鳞

A—盾鳞；B—硬鳞；C—圆鳞；D—栉鳞

图 18—28　硬鳞纵切面

闪光质硬鳞（2）由骨质基底层、具髓腔的整列质层和厚的闪光质层组成；整列质硬鳞（3）在整列质层上，只覆盖薄层的釉质层；棘鱼类的硬鳞（1）中无明显的整列层，而是几种成分围绕一个中心呈似层状排列

鱼类身体两侧具侧线，司感觉，侧线部分的两列鳞片称侧线鳞，上面有侧线管开口，侧线之位置及其上、下鳞片的列数亦为重要鉴定依据，但对现代鱼类较重要，化石中常不易观察。此外，硬骨鱼类听囊中常形成耳石（otoliths），耳石可形成化石。

（二）硬骨鱼纲的分类

1．辐鳍鱼亚纲（Actinopterygii）　鳍条平行，无中轴构造；无内鼻孔，眼大，背鳍一个，低等类群肠内具螺旋瓣可分为三个次亚纲：

软骨硬鳞鱼次亚纲（Chondrostei）主要生存于古生代，中生代还有不少类别，至新生代数量大为减少。现在种类不多，如多鳍鱼（*Polypterus*）和白鲟（*Psephrus*）等。

全骨鱼次亚纲（Holostei）繁盛于三叠纪至侏罗纪，少数延续到新生代。现在种类很少，只北美洲有弓鳍鱼（*Amia*）等二属延续生活到现代。

真骨鱼次亚纲（Teleostei）繁盛于白垩纪至新生代，现代为其全盛期。

2．肉鳍鱼亚纲（Sarcopterygii）具内鼻孔与较发达的肺，具松果孔；眼小，内骨骼退化，具坚厚的硬鳞，背鳍两个，肠内有螺旋瓣。

总鳍鱼目（Crossopterygii）晚古生代至现代。

肺鱼目（Dipnoi）晚古生代至现代。

（三）辐鳍鱼亚纲特征及化石代表

占硬骨鱼类的绝大部分，三个次亚纲在身体结构、地史分布等方面均有较清楚的区

别。

其主要特征列表如下（参考图18—29）

软骨硬鳞鱼类	全骨鱼类	真骨鱼类
具硬鳞	硬鳞闪光层退化	骨质圆鳞或栉鳞
常具喷水孔	通常消失	无
内骨骼为软骨	硬骨部分增加	全为硬骨
上颌骨固定于颊部	上颌骨与颊部分离、变短	上颌骨与颊部游离、变短、并可活动
下颌骨中等	下颌骨大	下颌骨大
口裂深	口裂中等	口裂较短
歪尾	半歪尾	正尾
腹鳍位置靠后	腹鳍通常靠后	腹鳍多数靠前、进步者移至胸部
具肺	具鳔	具鳔、起平衡作用
鳍条分节	过渡	鳍条不分节
主要分布于晚古生代（泥盆纪—现代）	主要分布于中生代（三叠纪—现代）	主要分布于新生代（侏罗纪—现代）

1．软骨硬鳞鱼次亚纲　分古鳕目（Palaeonisciformes）、多鳍目(Polypteriformes)和鲟目（Acipenseriformes）。

古鳕目以古鳕鱼（*Palaeoniscus*）为其代表，我国有吐鲁番鳕（*Turfania*），发现于新疆晚二叠世地层（图18—30）。古鳕类中有一部分具扁平而高的身体，构成扁体鱼类，浙江二叠纪有中华扁体鱼（*Sinoplatysomus*）。扁体鱼体侧扁，口小头短，对鳍小而背鳍臀鳍长大（图 18—31）。古鳕类至白垩纪时已趋衰落，我国玉门的孙氏鱼（*Sunolepis*）的硬鳞已退化，表面上的粒状珐琅质突起亦已消失并具有圆鳞的特点（图18—32）。

中生代早期有一部分较进步古鳕类的特征介于硬鳞鱼类与全骨鱼类之间，过去统称为亚全骨类。它们歪尾的上叶略缩小，鳞片的整列层减薄，上、下颌稍缩短。如肋鳞鱼（*Peltopleurus*）和龙鱼（*Saurichthys*）等均属此类。

鲟目化石在辽宁北票曾有发现，名北票鲟（*Peipiaosteus*）。鲟类的内、外骨骼均退化，体外一般只有几行嵴鳞（或楯板）。

2．全骨鱼次亚纲　共有五个目，半椎目（Hemionotiformes）、硬齿鱼目（Pycnodontiformes）、弓鳍鱼目（Amiiformes）、尖喙鱼目（Aspidorhynchiformes）及叉鳞鱼目。除弓鳍鱼目尚有两属延续生存到现代以外，其余均已绝灭。半椎鱼目化石较多。我国有中华半椎鱼（*Sinohemionotus*）、中华真颚鱼（*Sinoeugnathus*）等。弓鳍鱼类可以中华弓鳍鱼（*Sinamia*）为代表（图18—33）。硬齿鱼类在我国只发现了以锄骨齿为代表的西藏硬齿鱼（*Tibetodus*）。

叉鳞鱼类（Pholidophoriformes）是全骨鱼及真骨鱼之间的过渡类型，出现于中生代，具硬鳞、半歪尾等特征。我国湖南产有衡南鱼（*Hengnania*），新疆曾发现红旗鱼（*Hungchiichthys*）等。目前也有人主张将这一类归属真骨鱼次亚纲。

3．真骨鱼次亚纲　包括硬骨鱼类中大部分属。由于现生种类极多，而化石相对较少，研究亦尚不够深入，其系统分类较困难。目前将其划分为八个超目。

薄鳞鱼超目（Leptolepidomorpha）　基本的真骨鱼类，体型小，单一背鳍，腹鳍后位，正型尾，没有扩大的尾下骨，鳞上有闪光层痕迹。中生代—现在，如秉氏鱼（*Pingo-*

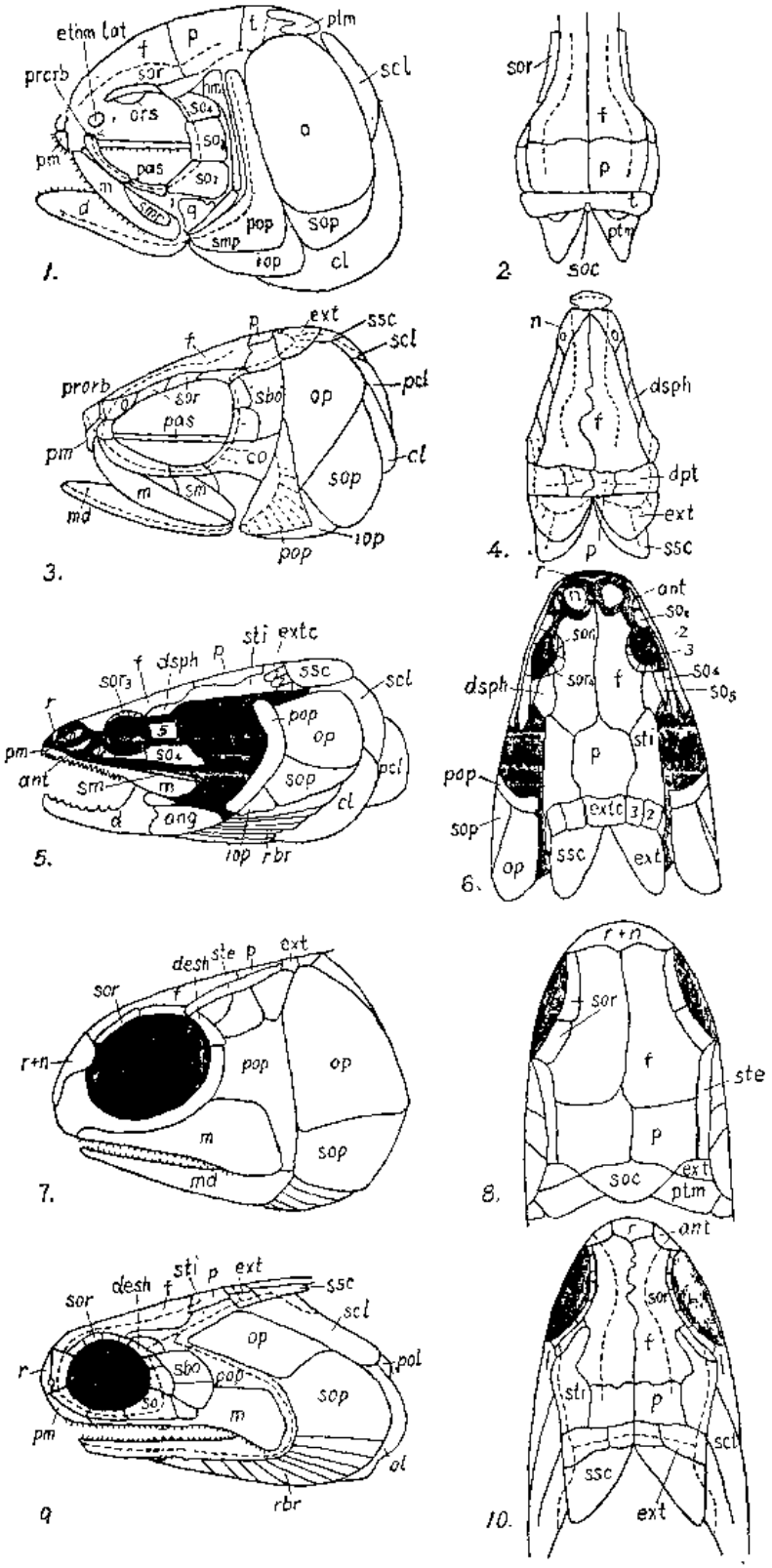


图 18—29 辐鳍鱼亚纲头骨比较图

1—2 狼鳍鱼 (*Lycoptera*)，代表一般化的真骨鱼类；3—4 叉鳞鱼 (*Pholidophoria*)，进步全骨鱼类的代表；5—6中华弓鳍鱼 (*Sinamia*)，一般全骨鱼类的代表；7—8肋鳞鱼 (*Peltopleurus*)，亚全骨鱼类的代表；9—10古鳕鱼(*Palaeoniscus*)，硬鳞鱼类的代表。1、3、5、7、9侧视；2、4、6、8、10顶视；简字符号见图18—25，新增加者为，ant—前鼻骨；dpt—膜质翼骨；ethm、lat—侧筛骨；ext—额外肩胛骨；md—下颌；prord—前眶骨；p.m后颞骨；r —吻骨；rbr—鳃条骨；sbo—次眶骨；ssc—上肩胛骨；sti—上间颞骨。虚线表示感觉沟

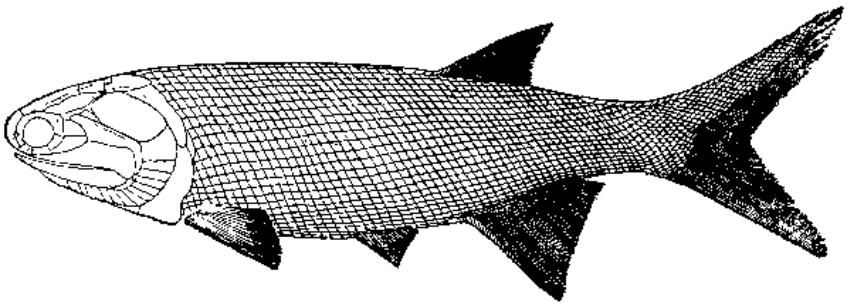


图 18—30 吐鲁番鳕*Turfania taoshuyuanensis* Liu et Ma复原图
×1/6，新疆，晚二叠世

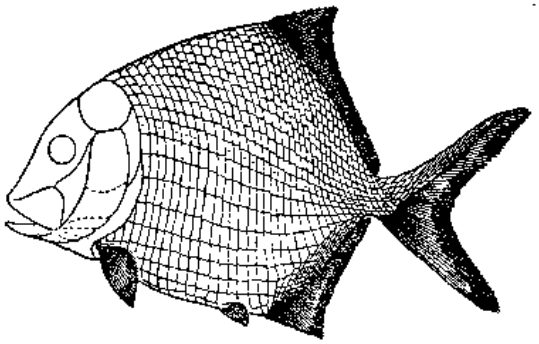


图 18—31 扁体鱼*Platysomus striatus* Ag复原图
×1/4，英国，晚二叠世

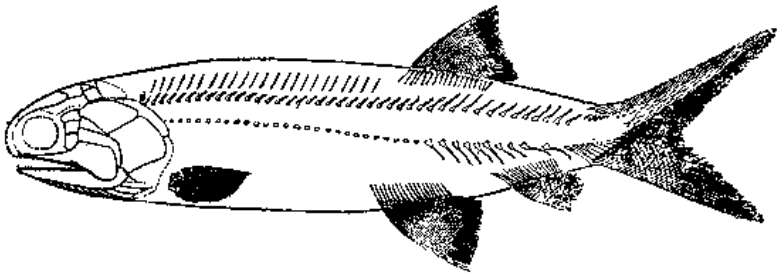


图 18—32 孙氏鱼*Sunolepis yumenensis* Liu复原图
×1/2，甘肃，白垩纪

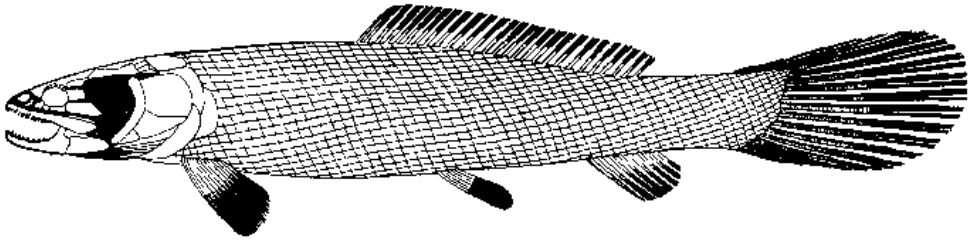


图 18—33 中华弓鳍鱼 *Sinamia zdanskyi* Stensiö复原图
×1/2，山东，晚侏罗世

lepis）等。

海鲢超目（Elopomorpha） 原始真骨鱼，具尾下骨，鳞上无闪光层，包括特化的鳗类，白垩纪繁盛。

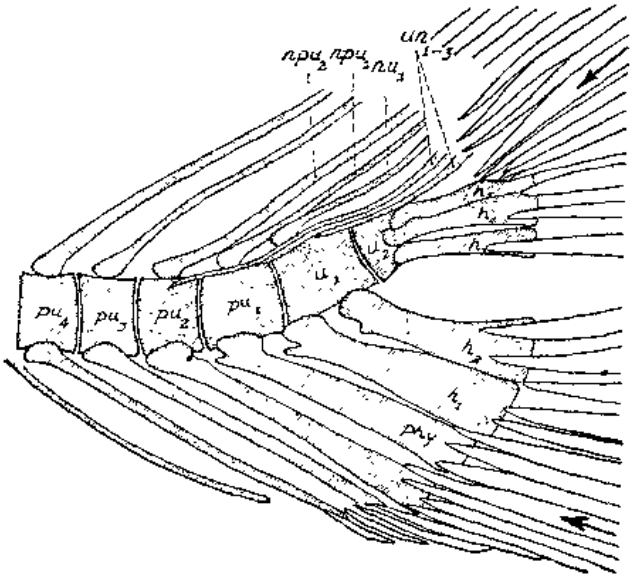


图 18—34 中华亚洲鱼*Asialepis sinensis* (Woodward)尾部

山东、晚侏罗世；

h_{1-5}—尾下骨1—5；npu_{1-2}—第一第二尾前椎的神经棘；au_1—第一末端尾椎的神经棘；phy—副尾下骨；pu_{1-4}—第一至第四尾前椎；u_{1-2}—第一、第二末端尾椎；un_{1-3}—第一至第二尾神经骨；箭头所指为最外侧不分叉的长鳍条

鲱形超目（Clupeomorpha） 原始真骨鱼，海生鱼类，侏罗纪—现代，如中鲕鱼（*Mesoclupea*）等。

骨舌鱼超目（Osteoglossomorpha） 原始的白垩纪真骨鱼及其后裔，现代只有一些生活在热带的淡水鱼类，我国东北的似狼鳍鱼（*Plesiolycoptera*）、狼鳍鱼（*Lycoptera*）等均属于此超目。我国东部中生代地层中狼鳍鱼类化石很多。以中华狼鳍鱼为属型的亚洲鱼（*Asialepis*）亦属此超目（18—34）。

原棘鳍超目（Protacanthopterygii） 结构仍较原始的较进步的真骨鱼类，除背鳍外背部具有脂鳍（但化石中不能保存）。主要为一些深海鱼类。较熟知的有鲑、鳟等。化石有东北中生代的满洲鱼（*Manchurichthys*）、松花鱼（*Sungarichthys*）、古林鱼（*Jilingichthys*）等。浙江早白垩世地层中发现的华夏鱼（*Huashia*）可能亦属此超目（图18—35）。

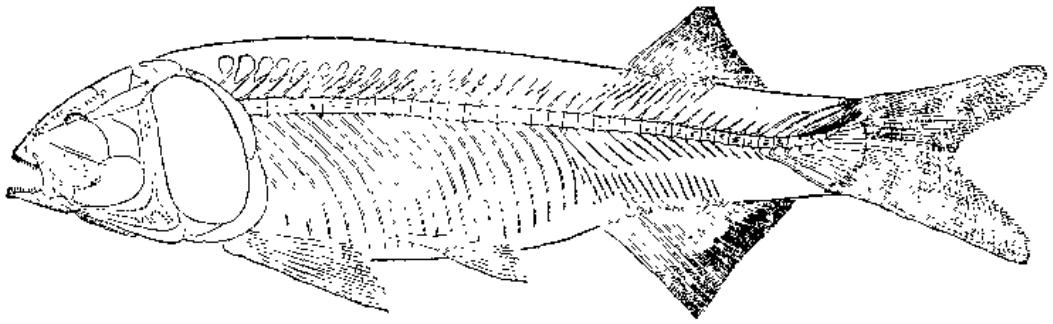


图 18—35 华夏鱼*Huashia gracilis* Zhang复原图

约×2，浙江，早白垩世

骨鳔超目（Ostariophysi） 淡水真骨鱼类，其最主要的特征是头骨后部的最前面几个脊椎形成魏氏器（Weberian ossicles），可以把震动由鳔传至内耳。如鲤（*Cyprinus*）、鲶（*Parasilurus*）、剑鮠（Aoria）等。骨鳔类的不少代表，具咽喉齿，可保存为化石。周口店早上新世的短头鱊鱼（*Barbus brevicephalus*）亦属此类（图18—36）。

银汉鱼超目（Atherinomorpha） 真骨鱼类中兼有原始与进步特征者，如腹鳍腹位而

口缘各骨中却排出了上颌骨。

副棘鳍鱼超目（Paracanthopterygii） 进步的真骨鱼类，与辐鳍鱼类平行发展，腹鳍前移，口部常特化，包括深海鱼类，如鳕、鲛鳙等。

辐鳍鱼超目（Acanthopterygii） 进步真骨鱼类，腹鳍前移在胸鳍之前，称腹鳍喉位。上颌骨呈棒状，起推动前上颌骨活动的扛杆作用。背鳍及臀鳍前具粗壮棘刺。多具栉鳞。包括了一半左右海生现代鱼类，化石有洞庭鳜（*Tungtingichthys*）等。人们熟知的比目鱼、石首鱼、海马、梭鱼、鲈鱼（图18—37）等。

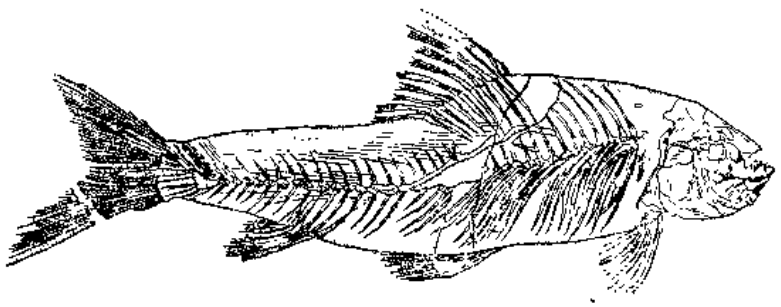


图 18—36 短头鱊鱼*Barbus brevicephalus* Chang
×1/3，周口店，早上新世

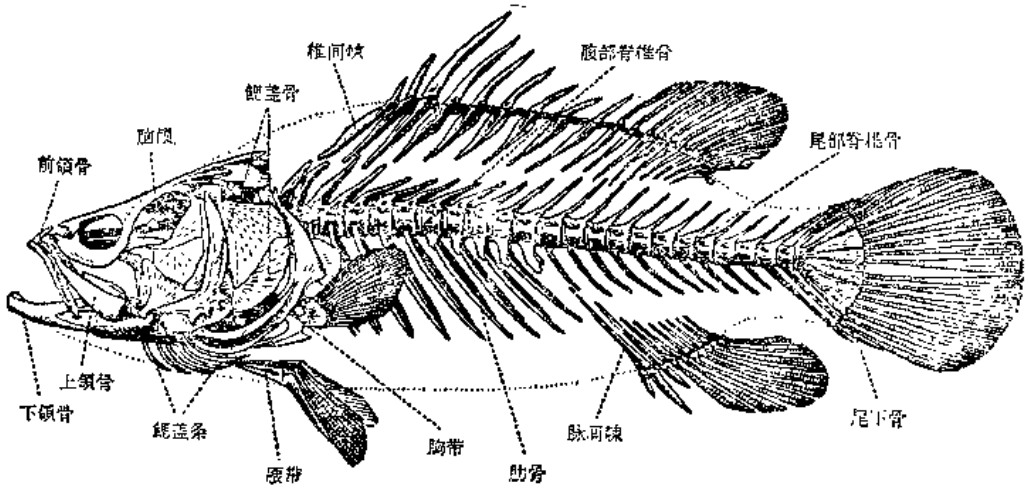


图 18—37 尖吻鲈（现代）*Lates niloticus*，骨骼
×1/10

（四）真骨鱼的分类问题

硬骨鱼类其他几个大的类别的系统分类虽然还不断的有所改变，但基本轮廓是比较清楚的。

真骨鱼类是硬骨鱼类中种类最多的一类，甚至其科的数目（400余科）超过哺乳纲（280余科）和爬行纲（230科）很多。过去按其地史分布情况分为等椎目、异肩目等，贝尔格则分为四十个目。近来，格林乌德等（Greenwood, P. H.;Rosen, D. E.; Weitzman, S. H.; Myers, G. S.; 1966），对其作了新的划分，力图从亲缘关系上建立真骨鱼类的系统，但这一工作开始不永，有待深人，现在列出的八个超目即采自这一分类系统。

（五）肉鳍鱼亚纲特征及化石代表

从泥盆纪起，即与刺鳍类硬骨鱼分别发展，整个亚纲的种类不很多，但因为他处于鱼

类到两栖类过渡环节上，所以在生物学上的地位很重要。由于它们都具有内鼻孔，故又称内鼻鱼亚纲（Choanichthyes）。共分为两个目。

1．肺鱼目（Dipnoi） 具内鼻孔，有两个背鳍，具整列质鳞、歪尾，肺发达，对鳍内的内骨骼发达，呈双列型（图18—38）。现代的肺鱼和中生代的角齿鱼（*Ceratodus*）可以作为代表（图18—37）。

图 18—38 肺鱼类偶鳍内双列型支持骨

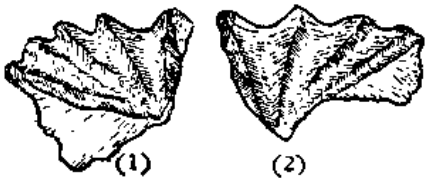


图 18—39 角齿鱼 *Ceratodusszechuanensis* Young 齿板

四川，侏罗纪，（1）右上齿板；（2）右下齿板

现生肺鱼只有三个属，分别生活于澳洲、非洲和南美洲的热带地区。肺鱼类的内骨骼骨化很差，在泥盆纪的化石中已表现出，泥盆纪以后则骨化极差。头骨骨片数目增多，上、下颌均不具牙齿，上齿板由腭上的翼骨生出（图 18—43），下齿板由前关节骨形成。由于肺鱼类是肉鳍鱼类中的特化的类型，因此，它不可能是两栖动物的祖先。

2．总鳍鱼目（Crossopterygii） 与肺鱼类的特点近似，区别在于头骨内硬骨成分发达，牙齿锥状，迷齿型。偶鳍的内部支持骨为单列型（18—40）。具松果孔。顶骨之后有一关节，使头骨前后两部分有一定程度的活动性（图18—43）。

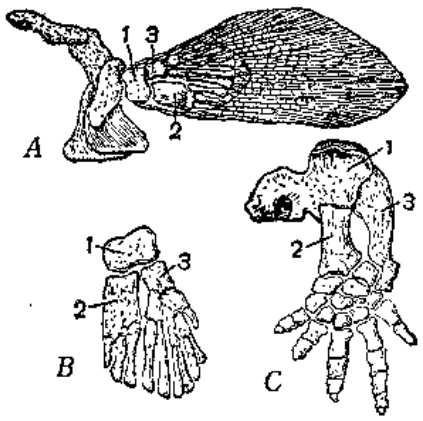


图 18—40 总鳍类及迷齿类前肢的比较

A—总鳍类胸鳍；B—总鳍类胸鳍的支持骨部分，显示其单列型构造；C—迷齿两栖类前肢；1—同源的肱骨；2—同源的桡骨；3—同源的尺骨

总鳍类分为两个亚目。骨鳞亚目（Osteolepidoti）或称扇骨亚目（Rhipidistia），四足类的祖先类型起源于此类；空棘亚目（Coelacanthini）是总鳍类进化中的一个旁支。骨鳞鱼（*Osteolepis*）可以作为扇骨类的代表（图18—41）。它们大都是淡水鱼类。泥盆纪晚期的扇骨鱼沿两个方向发展，一种的外表特征愈益接近肺鱼类；另一种以真掌鳍鱼（*Eusthenopteron*）为代表，它们是陆生脊椎动物的祖先类型。我国南方泥盆纪地层中发现了不少骨鳞亚目的代表，研究工作正在进行中。

空棘鱼类大都为海水鱼类，头骨及牙齿都趋于减

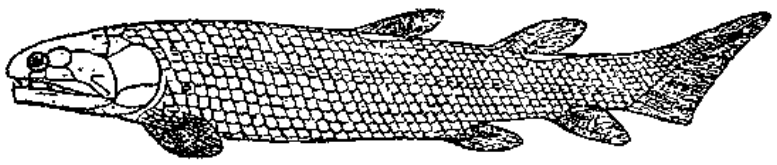


图 18—41 骨鳞鱼 *Osteolepis macrolepidota* Agassiz

×1/2，苏格兰，中泥盆世

少，肺或鳔钙化。白垩纪的大盖鱼（*Macropoma*）可作为典型（图18—42）。过去认为空棘类均已绝灭，后来由于捕到活的矛尾鱼（*Latimeria*）而对空棘类有了更多的了解。广西二叠纪地层曾发现空棘类尾部化石，近来浙江长兴二叠纪地层中发现了保存相当好的空棘鱼类化石。

当前也有人以为肺鱼类及总鳍类从很早期即已分化而独立发展，鉴于它们之间的许多差别，（图18—38，41，43），认为它们应分别建立为两个亚纲。

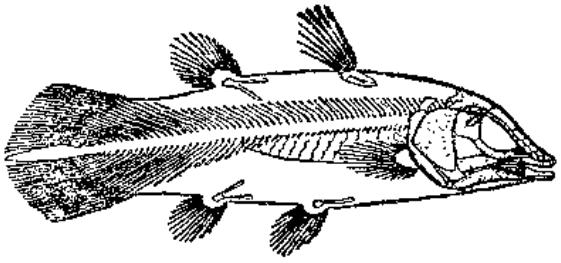


图 18—42 大盖鱼*Macropoma mantelli* Ag.复原图
长约60厘米，英国，晚白垩世

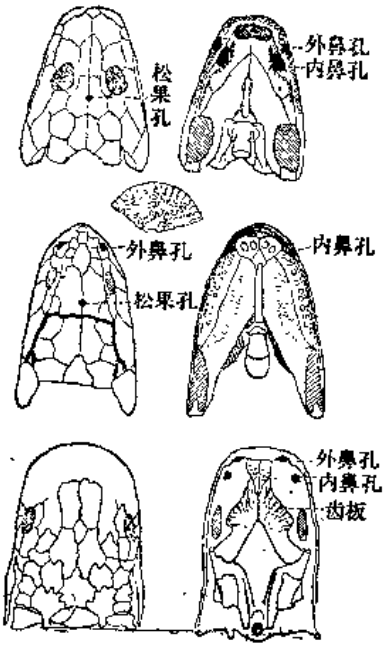


图 18—43 总鳍鱼（中）、肺鱼（下）、鱼石螈（上）头骨对比图，
左一头骨背面，右一头骨腹面。可以明显看出头骨骨片数目、牙齿、松果孔、头中部关节（以粗黑线表示）等区别；鱼石螈及总鳍鱼之间为迷齿之一部分的横切面，示迷路构造

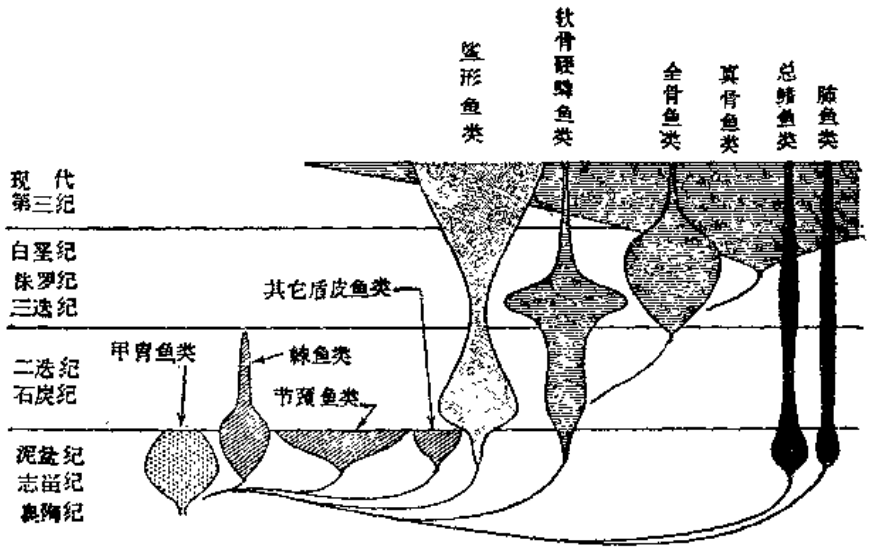


图 18—44 鱼形动物的地史分布及其盛衰情况示意图

六、两 栖 纲（Amphibia）

（一）肺的产生及两栖生活的特点及适应

两栖类的一生中具有一个变态的过程，从适应水生生活的幼虫，最终发育为一种适应

陆地生活的成体。

两栖类的身体结构及机能上发生了许多重大变革，主要表现在如下几个方面。

1．两栖类由用鳃呼吸转变为用肺呼吸。肺并非是为两栖类所最先具有的器官。总鳍鱼类和肺鱼类已经具有初步的肺，用以在空气中直接进行呼吸。两栖类的肺与真骨鱼类的鳔是同源的。二者均起源于咽部消化道后方两侧的小囊。但在真骨鱼类中它们起平衡作用，并已移到消化道的背侧。两栖类的幼体在水中生活时仍用鳃呼吸。由于两栖类的肺尚很不完备，因此，它的皮肤也帮助呼吸。

2．两栖类弃水登陆，早期的类型体外被盖骨甲或坚硬的皮膜，以防止水分过分蒸发。现代两栖类，除一部分长期生活水中（如有尾两栖类）外，一般均生活在阴湿处，并分泌粘液保持身体湿润，帮助呼吸。

3．以四肢支持身体并司运动，而鱼类的鳍则主要司平衡。鱼类的尾鳍及尾部是游泳时主要的推进器，两栖类的尾，尤其是以后的四足动物的尾主要是起平衡作用的。一些次生性水生生活的爬行类及哺乳类如鱼龙、鲸等的尾又以推动为主。

4．在繁殖方式上，它还保留着与鱼类祖先的更多相似之处，如在水中产卵（部分是在潮湿地方产卵）。卵孵化后，幼虫仍需在水中生活。

（二）现代两栖类及两栖纲的分类

现生两栖类大部分属于有尾目（Urodela，如蝾螈）及无尾目(Anura，如蛙及蟾蜍)，极少数属于无足目（Apoda，仅见于非洲的热带地区，只有少数种类）。这三个目加上由少数中生代化石代表构成的原无尾目（Proanura)，共同组成两栖类中的一个亚纲——滑体两栖亚纲（Lissamphibia)。它们的硬骨成分减少，中耳除镫骨外还有一个名为鳃骨的小骨，其前肢均具4指。

原无尾目（Proanura）以马达加斯加早三叠世的三叠蛙（*Triadobatrachus*）为代表，根据其骨骼结构与现代无尾类已极为近似的事实，可以认为它们起源于更早的地质时代。无尾目（Anura）以蛙和蟾蜍为代表，头骨的骨头大大减少，成年期无尾、背部脊椎减少、具尾杆骨，前腿短、后腿长。我国山东临朐中新世山旺组硅藻土中产有玄武蛙（*Rana basaltica*，图18—45）和临朐蟾蜍（*Bufo linchüensis*），并有大量蝌蚪化石，化石保存较好。此外，榆社上新世湖相堆积中亦产较好的蛙化石，周口店等地亦有零散骨骼化石。有尾目（Urodela)，以蝾螈为代表，仍保持着两栖类一般的特征，临朐产有中新原螈（*Procynops miocenicus*)。

两栖类共分三个亚纲，除滑体亚纲外，尚有迷齿亚纲（Labyrinthodontia）和壳椎亚纲（Lepospondyli)。这两个亚纲全部由化石属种组成。

（三）化石两栖类

1．脊椎骨在化石两栖类分类中的作用及化石两栖类的分类　脊椎骨在化石两栖类的分类中具有重要意义。化石两栖类的两个纲就是根据脊椎骨的结构而划分的。

1）迷齿类的脊椎骨是按正常方式形成的，并且经过软骨阶段，这一类脊椎称为弓椎类（Apsidospondylous)，弓椎类的脊椎由三部分组成，即椎体（侧椎体)、间椎体及神经弧（髓弧)。依三者的组合情况可以分为始椎型、块椎型及全椎型等（图18—46)。

2）壳椎类两栖动物的脊椎为壳椎型（Lepospondylous)，脊椎骨由围绕脊索的软骨质圆筒骨化构成，而且常与神经弧愈合（图18—47)。

图 18—45　玄武蛙*Rana basaltica* Young

约×1.4，山东，中新世

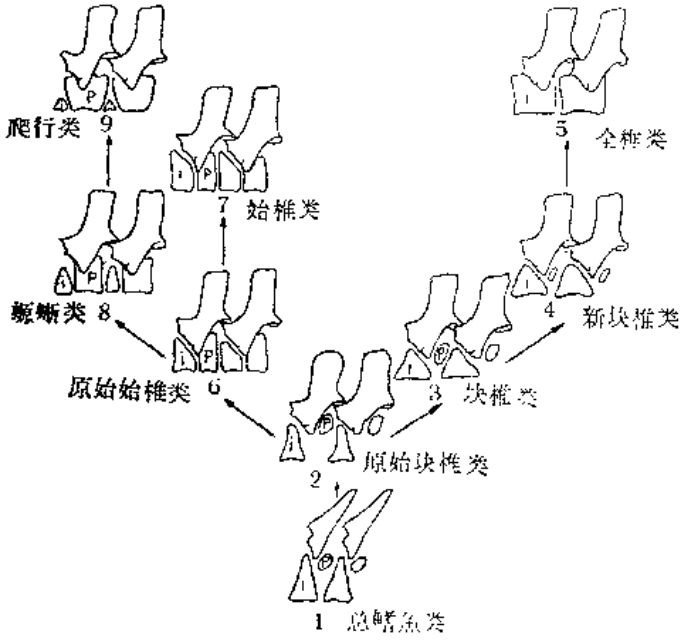


图 18—46　弓椎型两栖动物脊椎类型及其演化方向示意图

i—间椎体；p—侧椎体；

始椎型，侧椎体、间椎体均为圆柱形，神经弧位于其上（6,7）；块椎型：间椎体发育，柱状，侧椎体退化，呈楔状填于间椎体之间；神经弧仍由二者共同支持（2,3,4）；全椎型：由块椎型发展而来，侧椎体消失，脊椎只有间椎体（5）；但低等爬行类的侧椎体发育，间椎体极不发育（8,9）；高等爬行类及鸟类、哺乳类的间椎体已全部消失

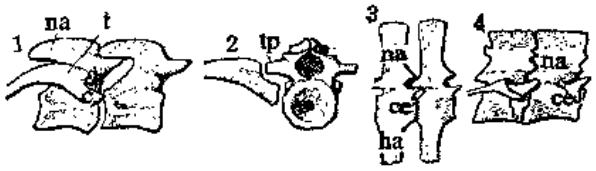


图 18—47　壳椎型脊椎

1、2—*Lysorophus* 脊椎骨的侧视及前视，3、4—奈克螈类 *Crossotelos* 的尾椎及背椎；c—肋骨头；ce—椎体；ha—脉弧；na—神经弧；t—肋骨结节；tp—横突

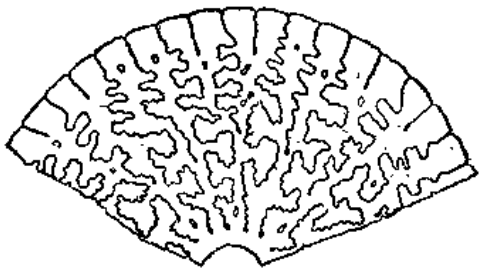


图 18—48　两栖类迷齿型牙齿横切面（部分），示珐琅质层形成的复杂迷路构造

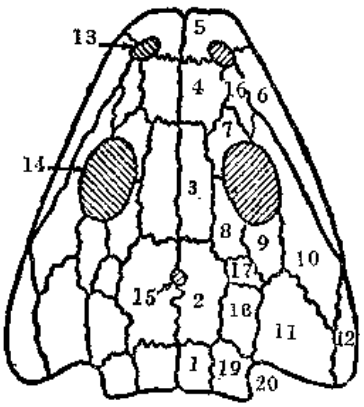


图 18—49　两栖类头骨模式图

1—后顶骨；2—顶骨；3—额骨；4—鼻骨；5—前颌骨；6—上颌骨；7—前额骨；8—后额骨；9—后眶骨；10—颞骨；11—鳞骨；12—方颞骨；13—鼻孔；14—眼孔；15—松果孔；16—泪骨；17—间颞骨；18—上颞骨；19—板骨；20—听凹（耳缺）

2．迷齿两栖类的一般特点及化石代表　迷齿类繁盛期是石炭纪及二叠纪，少数可延续到三叠纪。其锥状牙齿的横切面上可以清楚地看到珐琅质层所构成的复杂迷路构造，因此，这类牙齿和具有这种牙齿的两栖动物也就称之为迷齿型牙齿和迷齿两栖类（图18—48）。如前所述，总鳍类即已具有迷齿型牙齿。绝大部分迷齿类头骨由坚硬而厚大的骨片所组成，所以俗称坚头类。迷齿类的肢骨粗短而发达，上臂骨及大腿骨向两侧横伸，故身体不能完全脱离地面。具四趾或五趾。头部具听凹。腰带以一个荐椎与脊柱相连。头骨多扁平，舌颌骨形成镫骨退入内耳。头骨骨片数目减少很多（图18—49）。

最早的迷齿类为鱼石螈（*Ichthyostega*），发现于格陵兰的晚泥盆世沉积中（图18—50）。鱼石螈具有明显的从总鳍类向两栖类过渡的性质，如尾部具鳍条，头部尚残留鳃骨，眼前头部部分变大，四肢骨发育，并具强壮的肩带和腰带，具听凹及蹬骨，体外具鳞片（图18—49，51）。

虾蟆螈（*Mastodonsaurus*）为全椎类的代表属，发现于欧洲三叠系，是现知最大迷齿类之一，头骨长约1米（图18—52）。我国云南、山西等地曾发现全椎类头骨碎片。全椎

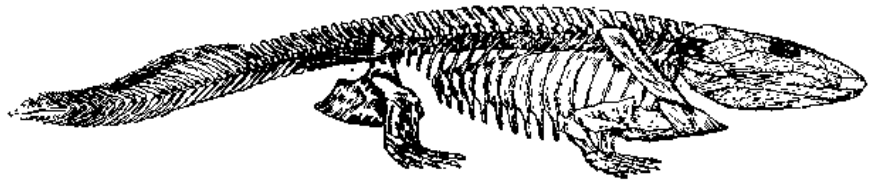


图 18—50　鱼石螈*Ichthyostega stensiovi* Säve-Söderbergh
约×1/10，格陵兰，晚泥盆世

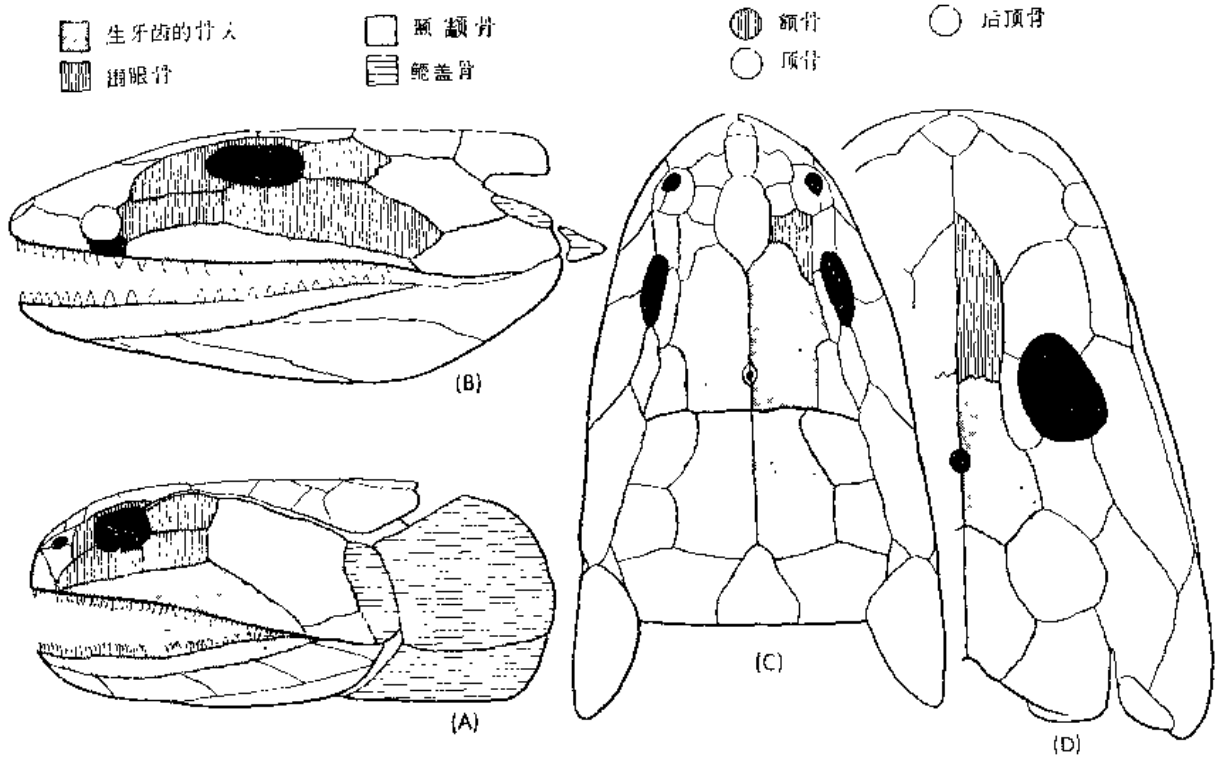


图 18—51　总鳍鱼（A、C）与鱼石螈（B、D）的头骨对比图

类繁盛于三叠纪。

块椎类是二叠纪最繁盛的两栖动物，有的体形庞大。与全椎类不同，主要在陆上生活。北美二叠纪的蛙蝾（*Eryops*）长约1.5米，另有弱肢蝾（Cacops），长约40厘米，具特别发育的听凹（图18—53）

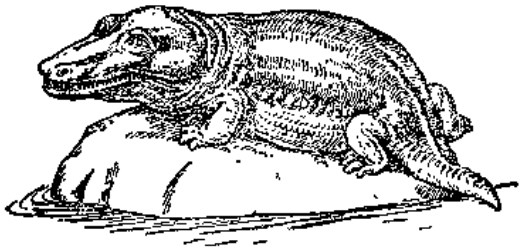


图 18—52虾蟆蝾 *Mastodonsaurus giganteus* Jaeger
德国，跪三叠世，头骨长达1.2米

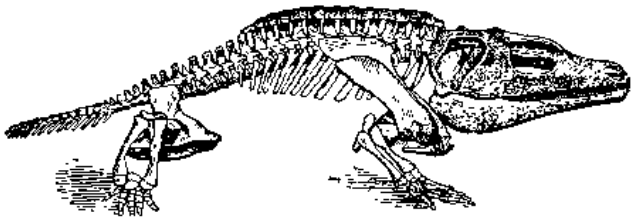


图 18—53 弱肢蝾 *Cacops aspidephorus* Williston
约×1/6，美国，二叠纪

迷齿类化石我国发现的尚不多，除地质条件的影响外，注意不够也是原因之一。

3．壳椎亚纲的特点 壳椎两栖类多为一些小型的两栖类，亦不很繁盛，但其中有不少种类的体型极为奇特，多适应于浅水及沼泽中生活。奈克蝾类（Nectridia）又称游蝾类，它们的身体呈细长形，肢细弱，或为头骨及身体极宽扁的形状，如竖头蝾（*Diplocaulus*）。缺肢类则为细长蛇状，无四肢（图18—54）。

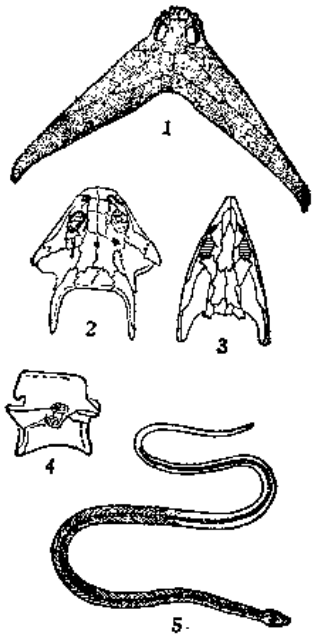


图 18—54 壳椎两栖动物
1—3—几种游蝾类的头骨；1—*Diploceraspis burkei* Romer，约×1/4，美国，早二叠世；2—*Keraterpeton galvani* Huxley，约×2/5，英国，中石炭世；3—*Urocordylus scalaris* Fritsch，约×2/5，德国，早二叠世；4—壳椎型脊椎侧视；5—蛇蝾类 *Dolichosoma longissimus* Fritsch，约×1/8。德国，早二叠世

4 蜥蝾（Seymouria），亦译作蝾蜥，它具有两栖类与爬行类的特点，成为两个大类之间的中间类型。它发现于北美早二叠世沉积中，因此不可能是爬行类的祖先。蜥蝾具听凹，具上颞骨和间颞骨，具迷齿型牙齿及单一的枕髁。但它的侧椎体为构成椎体的主要成分，间椎体退化。具两个荐椎，具原始爬行类的趾（指）式：2—3—4—5—4(3)，其第五指具4节指骨，第五趾具3节趾骨(图18—55，56)。

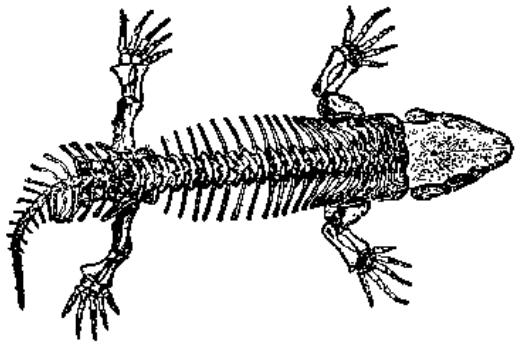


图 18—55 蜥蝾*Seymouria baylorensis* Broili 复原图
×1/10，美国，早二叠世

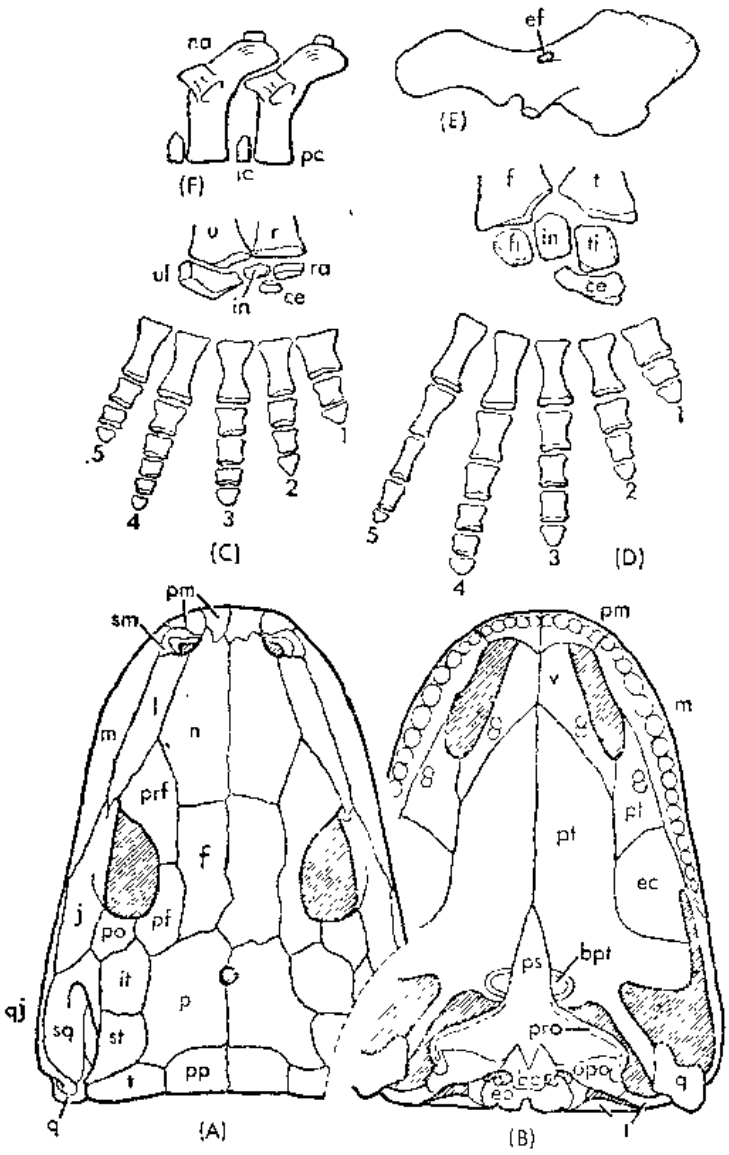


图 18—56 蜥蜴

A—头骨背视；B—头骨腭视；C—前脚；D—后脚；E—肱骨；F—两块背部脊椎，侧视；头骨排列与迷齿类相似；趾与爬行类相同；踝部由近端三块骨头组成与两栖类相近；肱骨具孔；椎骨的神经弧膨大又与爬行类近似；头部骨骼：bo—基枕骨；bpt—基蝶骨；ec—外翼骨；eo—外枕骨；f—额骨；it—间颞骨；j—颧骨；l—泪骨；m—上颌骨；n—鼻骨；opo—后耳骨；p—顶骨；pf—后额骨；pl—腭骨；pm—前上颌骨；po—后眶骨；pp—后顶骨；prf—前额骨；pro—前耳骨；ps—付蝶骨；q—方骨；qj—方轭骨；sm—隔颌骨；sq—鳞骨；st—上颞骨；t—棒骨，板骨；v—锄骨；头后骨骼：ce—中央骨；ef—内上髁孔；f—腓骨；fi—腓侧附骨；ic—间椎体，in—中间附骨；na—神经弧；pc—侧椎体；r—桡骨；ra—桡侧腕骨；ti—胫侧附骨；u—尺骨；ul—尺侧腕骨

蜥蜴类的分类位置不易确定，目前多置于两栖类中。如要弄清它究属何纲，则须了解蜥蜴的卵是否羊膜卵。这一点在化石中很难查清。有人根据蜥蜴化石的两性双形现象，推测它的骨盘结构与产羊膜卵者接近。

（四）四肢骨的结构和起源

自两栖纲起，所有的脊椎动物均具四足结构。所有的四肢均起源于总鳍类单列型偶鳍，并借助肩带和腰带与中躯骨骼相连（图18—57，58）

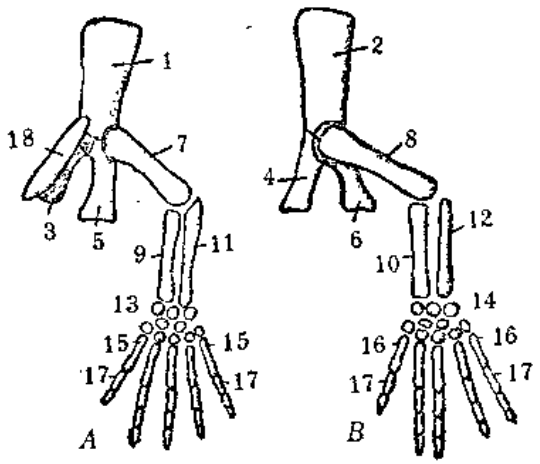


图 17—57 脊椎动物四肢骨构造模式图。

A—前肢；B—后肢；1—肩胛骨；2—肠骨；3—前乌喙骨；4—趾骨；5—乌喙骨；6—坐骨；7—肱骨；8—股骨；9—桡骨；10—胫骨；11—尺骨；12—腓骨；13—腕骨；14—跗骨；15—掌骨；16—跖骨；17—指骨(趾骨)；18—锁骨

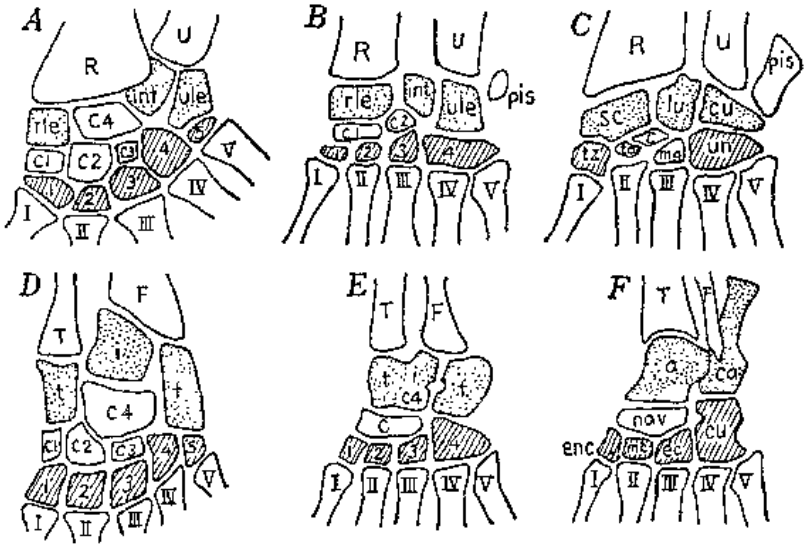


图 18—58 陆生脊椎动物的腕骨及跗骨：

A、B、C为腕骨；D、E、F为跗骨；A、D为原始两栖类；B、E为原始爬行类；C、F为哺乳类。有点者表示基排腕跗骨；有斜线者表示端排腕跗骨；中空者表示中排腕跗骨。R—桡骨；u—尺骨；T—胫骨；F—腓骨；Ⅰ—Ⅴ.第一至第五趾骨。

腕骨及跗骨一般由三排小骨所组成。靠近桡尺骨或胫腓骨者为基排，包括三块小骨；靠近掌骨或蹠骨者为端排，包括五块小骨；其间为中排，有四块小骨。合计共有十二块小骨，组成腕骨或跗骨。原始的四足类（如原始两栖动物）有这样的结构，以后各小骨愈合而使腕骨及跗骨的块数减少。腕骨及跗骨中每块小骨均有不同的名称，而且在比较解剖学中及人体解剖学中有不同的名称，现一并列出：

	腕骨	跗骨
基排	桡腕骨（rle），舟状骨（sc） 间腕骨（int），月骨（lu） 尺腕骨（ule），楔状骨或三角骨（cu） 豌豆骨（pis），又称籽骨	胫跗骨（t），距骨（a） 间跗骨（i） 腓跗骨（f），跟骨（ca）
中排	中央腕骨（c_1—c_4），	中央跗骨（$c_1$$c_4$），足舟骨（nav）
端排	第一腕骨（1），大多角骨（tz） 第二腕骨（2），小多角骨（td） 第三腕骨（3），头状骨（mg） 第四腕骨（4）＞钩状骨（un） 第五腕骨（5）＞钩状骨（un）	第一跗骨（1），内楔状骨（enc） 第二跗骨（2），中楔状骨（mc） 第三跗骨（3），外楔状骨（ec） 第四跗骨（4）＞骰骨（cu） 第五跗骨（5）＞骰骨（cu）

七、爬 行 纲(Reptilia)

（一）羊膜卵的产生及爬行类的起源

1．羊膜卵　爬行类与两栖类最大的区别在于它摆脱了对于水的依赖。爬行类的卵中有一层防止胚胎干燥的羊膜，这种羊膜卵可以产在陆地，使爬行类可以在陆地产卵并孵化，不再经过变态阶段（图18—59）

2．爬行类的特点　爬行类除产羊膜卵外，与两栖类不同之处尚有：头骨无听凹、具一个枕髁，椎骨由侧椎体构成、间椎体退化、荐椎2—8个，头骨骨片减少，腕骨、跗骨骨头数目亦减少。其趾式：前足　2—3—4—5—3

后足　2—3—4—5—4

牙齿大都生于颌骨边缘，多为侧生齿，少数为端生齿，有些种类发展为槽生齿（图18—60）。

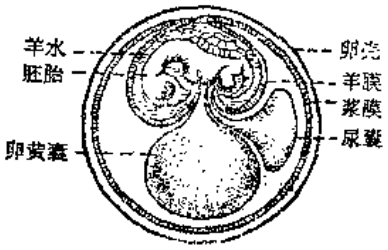


图 18—59　羊膜卵胚胎及羊水被包围在羊膜中

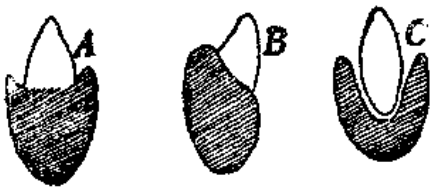


图 18—60　齿着生于颌骨的形式

A一端生齿（Acrodont）无齿根，由纤维膜附于颌骨边缘，如鱼类、两栖类、蛇类；B一侧生齿（Pleurodont）齿之基部及一侧附于颌骨，神经血管由侧方进入，如蜥蜴等；C一槽生齿（Thecodont）齿根发达，埋于颌骨的齿槽中，神经血管由齿根末端进入，如鳄类、哺乳类

3．爬行类可能起源于迷齿两栖类中具始椎型椎骨的某一类群，稍后的蜥蜴类也起源于同一类群。这一类名石炭蜥（Anthracosauria），繁盛于石炭纪。

（二）爬行纲的分目及化石保存特点

1．现生爬行动物　爬行类在地质历史时期曾繁盛一时，到目前只有龟鳖类、鳄类、蛇和蜥蜴类以及新西兰特产的喙头类共四个目。这四个目中龟鳖目和蛇蜥目较能适应环境。喙头类只有喙头蜥（*Sphenodon*）残存下来。鳄类只有鳄（*Crocodylus*）、钝吻鳄（*Alligator*）和食鱼鳄（*Gavialis*）三个属25个种分布于热带亚热带地区，在人类捕杀下个体数量已日益减少。

2．颞孔　由于爬行动物化石极多，形体各异，化石保存不好又无从与现生爬行动物对比，以及地质记录的不完整性等原因，使爬行类的分类极为困难。目前习惯于以头骨上的颞颥孔（或称颞孔）的有无及相对位置来进行分类。这种分类目前还较实用，但是否完全符合生物的系统关系，尚待证明。

颞孔位于眼眶后方，用以容受已扩大的颞肌（用于开闭上、下颌）。根据颞孔的有无及在头骨的一侧颞孔的数目和相对位置，爬行类头骨有无孔型（无颞孔）、下孔型（颞孔一个，位于头之侧部）、调孔型（颞孔一个，位于头之顶部），双孔型（颞孔两个，位于头骨之侧方及顶部）。过去尚有上孔型，现认为没有这种型式的颞孔，鱼龙类被归入调孔型（图18—61）。

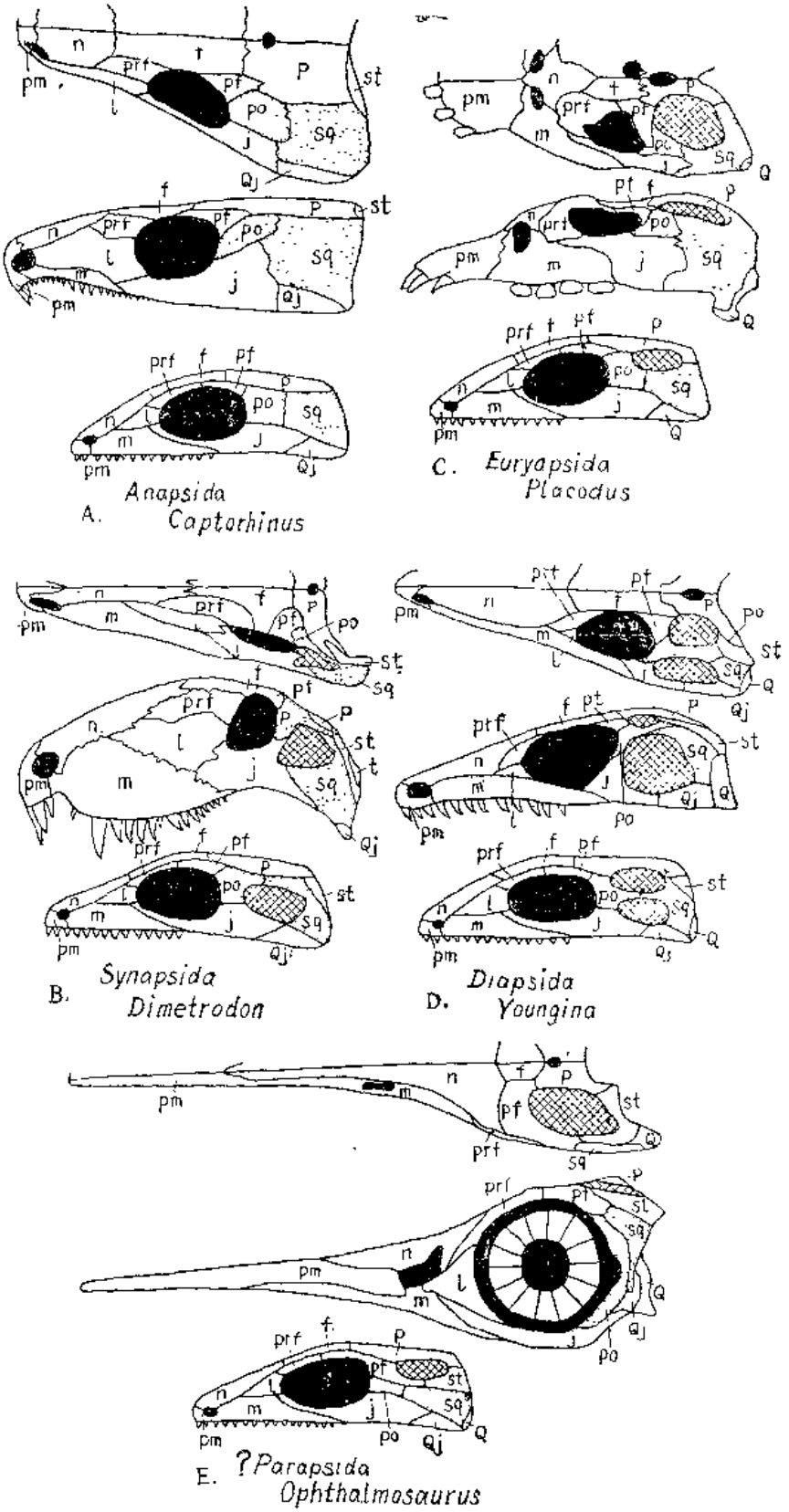


图 18—61　爬行动物颞孔类型图

A—无孔类：无颞孔，大鼻龙*Captorhinus*；B—下孔类：颞孔一个，在头之侧部，上边缘由眶后骨及鳞状骨构成，异齿龙*Dimetrodon*；C—调孔类：颞孔一个，在头之顶部，下部边缘由眶后骨及鳞状骨构成，楯齿龙*Placodus*；D—双孔类：颞孔两个，在头之侧部及顶部，眶后骨及鳞状骨介于二孔之间，杨氏鳄*Youngina*；E—上孔类(?)：颞孔一个，在头之顶部，下部边缘由后额骨及颞骨构成，蛇嘴龙*Ophthalmosaurus*；每一组图均由头骨顶视、侧视及模式图构成；眼孔、鼻孔、松果孔均为黑色；颞孔以网线表示；后眶骨（po）及鳞骨（sq）均布细黑点；图中可充分显示颞孔在头部之位置

4．由于爬行类的颞孔在分类上极为重要，故爬行类的头骨化石也极为重要，但爬行类头骨上的各骨片不同于哺乳类，并未连结成完整的颅骨，不易完整地保存为化石。爬行类脊椎已经分化，其数目每类亦固定于一定范围，其每个脊椎骨前后端的凹凸情况也各不相同，由于脊椎骨常能保存为化石，故有一定的鉴定意义（图 18—62）。爬行动物的四肢骨更是经常见到的化石，在研究中也极为重要。只要其他部分骨骼保存较好，没有头骨，亦可根据其余特点进行比较研究。

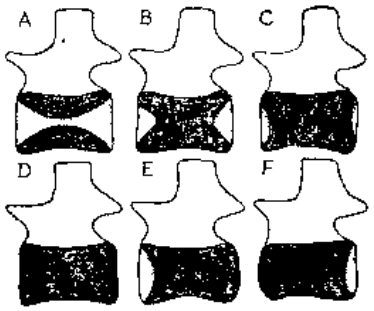


图 18—62　椎体类型示意图

A—脊索双凹型：杯龙、盘龙、鱼龙、早期始鳄类和喙头类；B—典型双凹型：爬行类；C—平凹型：爬行类；D—双平型：哺乳动物；E—前凹型：鳄类，翼龙的荐前椎，有鳞类；F—后凹型：蜥脚类的荐前椎和其他爬行类的颈椎；另有鸟鞍型者，即两端均为波形，如鸟类之颈椎

（三）爬行类化石代表

1．无孔亚纲（Anapsida），又译缺弓亚纲是爬行类中最原始的类型，包括杯龙目、

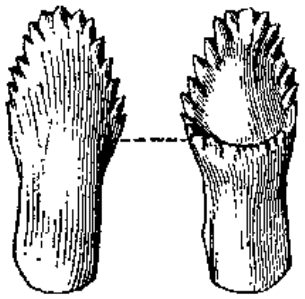


图 18—63　复齿河南龙 *Honania complicidentata* Young，

×1.2，河南济源，晚二叠世

龟鳖目及中尤目，以杯龙类为代表。杯龙类（Cotylosauria）主要生活于晚石炭世及二叠纪，一般体形较粗笨，四肢强壮，身体多匍匐状，头部骨骼很少退化，牙齿具小锯齿（图 18—63、64）。杯龙类中的前棱蜥类（procolophonid）为一种小型、较灵巧的爬行动物。头骨呈扁三角形（由于头骨两侧有棘突），眼眶大，具松果孔。前棱蜥类可以延续到三叠纪。我国山西、内蒙有此类化石（图 18—65）。

龟鳖类（Chelonia）是一种十分特殊而保守的动物。从三叠纪以来，它们的基本结构没有发生重大的变化。其主要特征是具骨质的背、腹甲，而大多数种类在骨质甲外面包有一层角质盾板。一般骨板可以保存为化石，骨板间的缝合线通常可以辨认。盾板不能保存

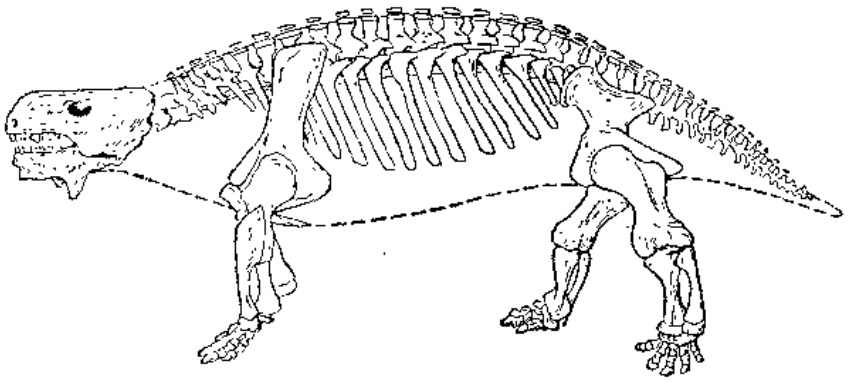


图 18—64　卡尔宾斯基锯齿龙 *Pareiasaurus karpinskyi* Amalitzky

长约 2.5 米，德维纳（苏联），晚二叠世

为化石，但其接合处的印痕和生长纹却可反映在骨板上。由于其背腹部骨板呈匣状，易保存为化石（图18—66，67）。我国已发现的龟鳖类化石很多，目前最大的一种为南雄龟（*Nanhsiungchelys*）。无盾龟（*Anosteira*）盾板退化，常见于老第三纪地层，为淡水生活的种类。

鳖类既无盾板，腹甲的骨板亦退化，背甲的缘板亦大都消失。我国四川晚侏罗世的中国鳖（*Sinaspideretes*）可能为真正鳖类的最早代表。

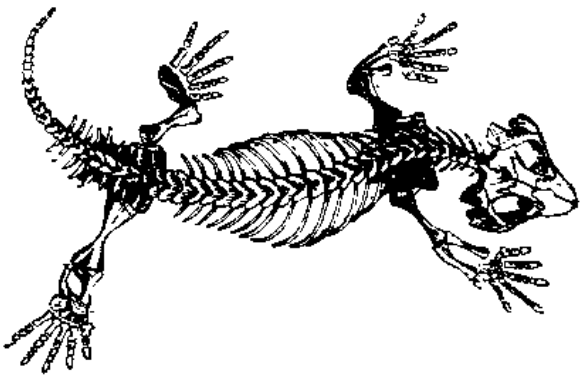


图 18—65　前棱蜥*Procolophon trigoniceps* Watson，×1/4 南非，三叠纪

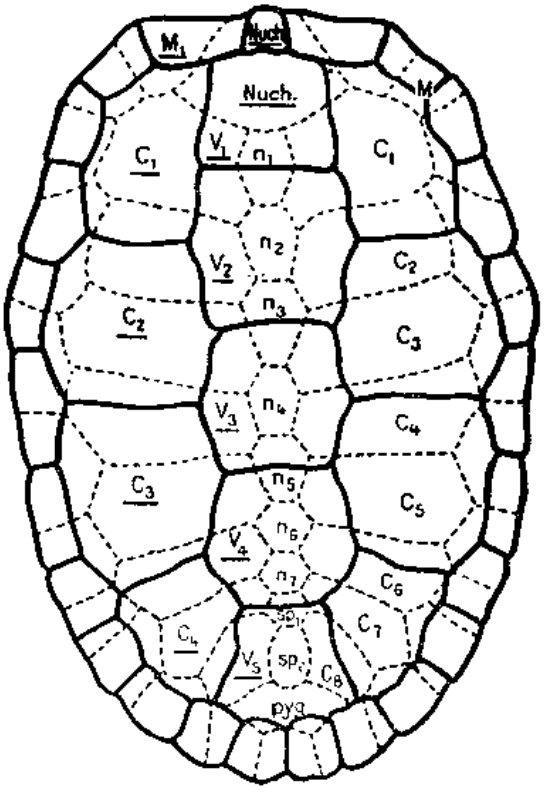


图 18—66　龟背甲 *Hardella thurgi* Gray，约×1/5，印度，上新世—现代盾板：C_1—C_4：肋盾；M：缘盾（每侧12块）；Nuch：颈盾；V_1—V_5：椎盾；骨板：C_1—C_8：肋板；M：缘板（每侧11块）Nu：颈板；n_1—n_7：椎板；Pyg：臀板；sp_1—sp_2：上臀板；细虚线示骨板的界限，粗实线示盾板的界限

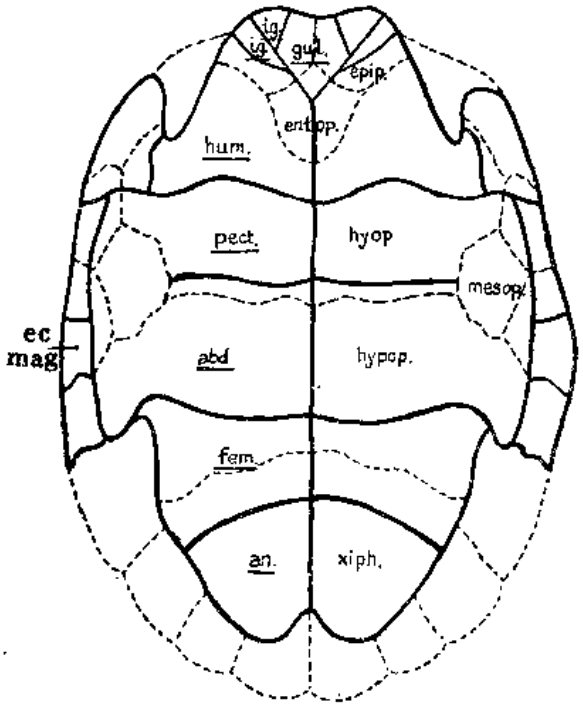


图 18—67　龟腹甲 *Stereogenys cromeri* Andrews，约×1/5 埃及，始新—渐新世，盾板：abd：腹盾；an：肛盾；ecmag 缘盾下延部分；fem：股盾；gul：喉盾；hum：肱盾；ig：鼠蹊盾；pect：胸盾；骨板 entop：内腹甲；epip：上腹甲；hyop：舌腹甲；hypop：下腹甲；mesop：中腹甲；xiph：剑腹甲；细虚线示骨板的界限，粗实线示盾板的界限

中龙（*Mesosaurus*）为中龙目的唯一代表，是一种很特殊的动物，具长尾，体长不足1米，长吻中具无数刺状长牙，四肢纤细而前端扩大，是一种在淡水河川中生活的爬行动物。发现于巴西及南非的早二叠世沉积中。中龙目（Mesosauria）的地理分布成为大陆漂移说的有力例证。但由于头后骨骼保存不好，其确切分类位置尚难于确定。

2．下孔亚纲（Synapsicla），又译单弓亚纲。在系统上接近于杯龙类，其中有些是向

哺乳动物进化的一种中间类型。最早出现于石炭纪，自晚二叠世起开始繁盛，到晚三叠世由于双孔类的兴起而衰落。

盘龙类（Pelycosauria）是一些较原始的下孔爬行类。其中产于北美二叠纪的基龙（*Edaphosaurus*）和异齿龙（*Dimetrodon*）的背神经棘特别发育，使动物的背部具有由皮膜张于延长的神经棘上而形成的“帆”状物。对它的功能的解释众说纷云，未能一致。

下孔类中最为人所知的是三叠纪的似哺乳爬行动物——兽孔类（Therapsida）。这一类化石成员极为庞杂，有素食的异齿兽类（Anomodontia），如吉木莎尔兽（*Jimusaria*）、水龙兽（*Lystrosaurus*）（图 18—68）、付肯氏兽（*Parakannemeyeria*）（图 18—69）、中国肯氏兽（*Sinokannemeyeria*）（图 18—70）等。也有较小型以肉食为主而行动迅速的犬颌兽（*Cynognathus*）等兽齿类（Theriodontia）。兽齿类中的掘兽类（Scaloposauria）的眼眶孔及颞孔之间已经不被骨棒分隔了，这又是原始哺乳动物的特征了，这类动物又称包氏兽形类（Bauriamorpha）。我国有鄂尔多斯兽（图 18—71），即属于这一类。兽齿类中的另一些进步类型，牙齿极度分化，颞孔扩大到与眼眶相通，头部骨骼退化，方骨和关节骨消失，分别属于三列齿兽类（Tritylodontia）和鼬龙类（Ictidosauria），后者极接近于哺乳动物，但其下颌的关节骨仍参与上、下颌的关节（图 18—72）。我国云南禄丰三叠纪地层所产卞氏兽（*Bienotherium*）即属三列齿兽类（图 18—73，74）。

3．调孔亚纲（Euryapsida），又译阔弓亚纲。几乎全部为水生种类，其中生活于二叠—三叠纪的原龙目（Protorosauria）为陆生调孔型爬行动物，只有十余属。由这种原龙类发展出各种水生种类。三叠纪的楯齿龙目（Placodontia）是一种特化的类型，它体形

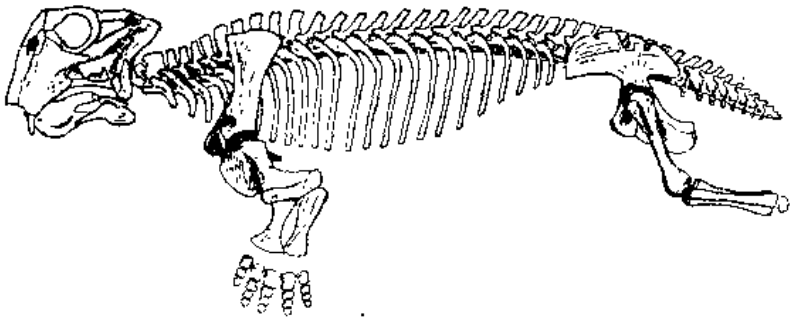


图 18—68　水龙兽（*Lystrosaurus*）骨骼图
×1/12

图 18—69　付肯氏兽 *Parakannemeria ningwuensis* Sun
×1/8，山西，三叠纪

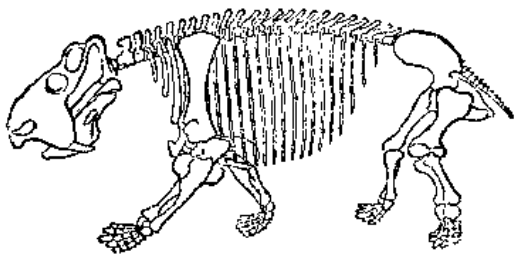


图 18—70　中国肯氏兽（*Sinokannemeyeria*）骨骼示意图

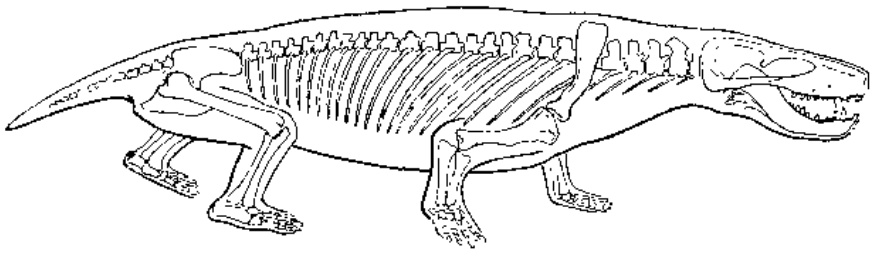


图 18—71　杨氏鄂尔多斯兽（*Ordosia youngi* Hou）

约×1/6，内蒙，三叠纪

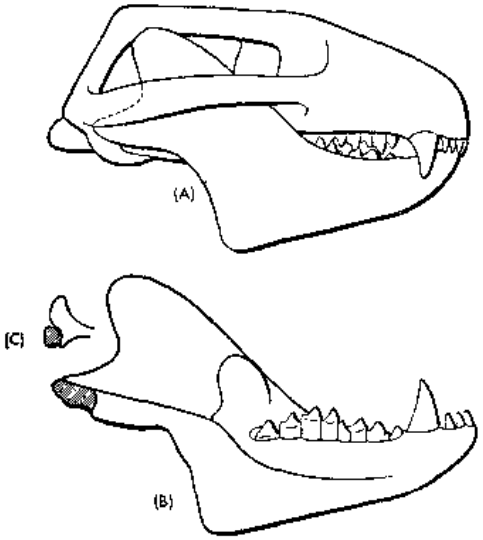


图 18—72　龈龙类

双节颌兽（*Diarthrognathus*），南非，三叠纪晚期，×2；（A）头骨与下颌骨，侧视；（B）左下颌支，内（舌）侧视，下颌大部分由齿骨组成，但关节骨（阴影部分）的残余仍存在，其牙齿已分化；（C）下颌关节的背视，表示关节骨（阴影部分）与齿骨后部（空白部分）是并列的，二者都参与到颌关节中与头骨的方骨、鳞骨相关节

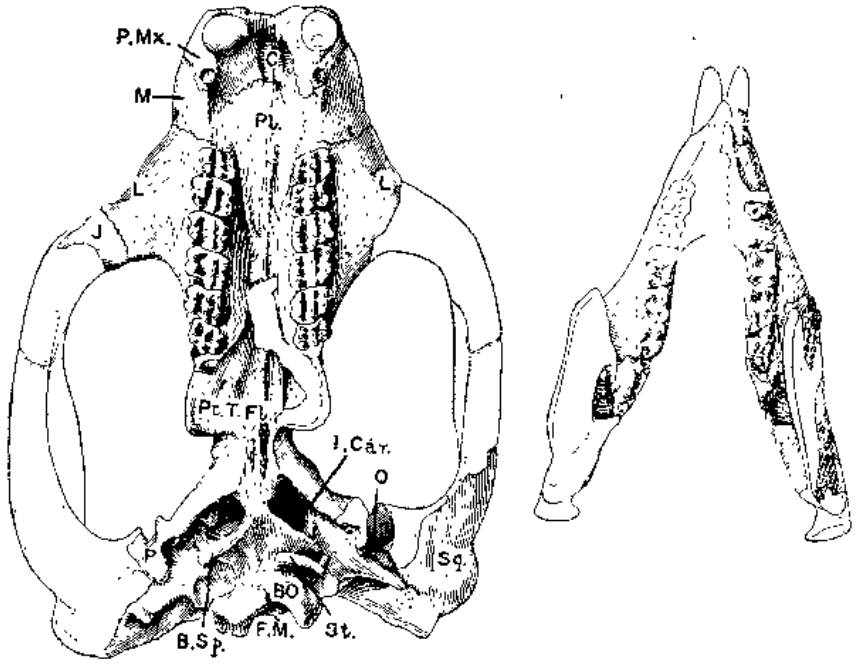


图 18—73　卡氏兽 *Bienotherium yunnanensis* Young

左，头骨腭视；右，下颌上视；示三列齿型的上、下颊齿及分化的门齿；×0.6，云南，晚三叠世

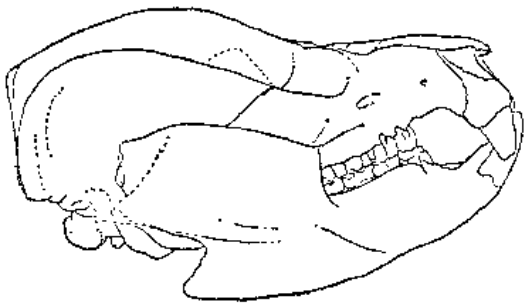


图 18—74 卞氏兽头骨及下颌侧视

粗笨，颈尾均短，四足呈桡状。牙齿特化成平磨状，以压碎介壳。具发达的腹肋筐。三叠纪晚期的一些楯齿龙类身体变宽扁，背部具骨质甲，腹部具鳞甲。其中的无齿龙（*Henodus*）牙齿退化，而在口部生有角质喙，外形与海龟极为近似。

海生调孔类中较不特化的为蜥鳍目（Sauropterygia）中的幻龙类（Nothosauria），为长颈具桡足的小型—中型水生爬行动物（图18—75）。我国中三叠世的贵州龙(*Kueichousaurus*) 即为一种小型幻龙类。

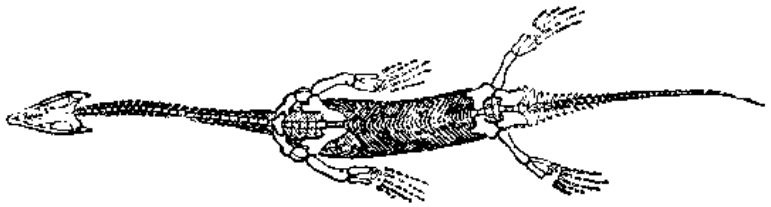


图 18—75 幼龙*Ceresiosaurusc alcagnii* Peyer
长1.1米 瑞士，中三叠世，腹视，示增强的肢带的腹面部分

蛇颈龙类（Plesiosauria）在蜥鳍目中明显地更适应于海洋生活，生活于侏罗纪和白垩纪。蛇颈龙类可分为长颈蛇颈龙与短颈蛇颈龙两种类型。其主要特征是颈长而身躯短；腰带和肩带的背侧部分退化，腹侧部分加强。四肢骨的上段粗壮，下段及腕(跗)骨变短，指(趾)骨指数增加，每节均呈短柱状（图18—76）。长颈蛇颈龙的颈椎有的达数十节。我国四川侏罗纪地层中有中国上龙（*Sinopliosaurus*）。

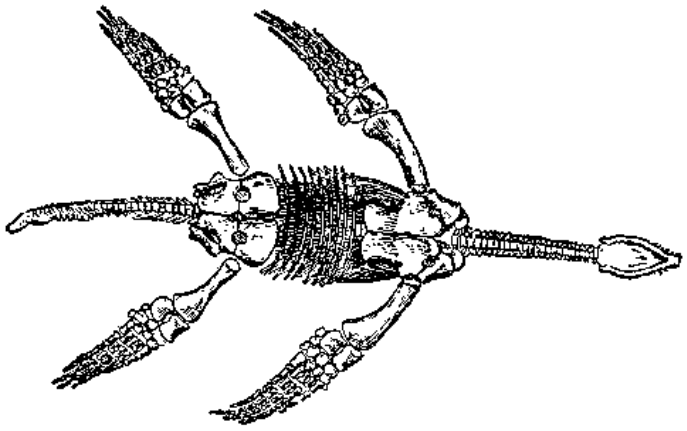


图 18—76 短颈蛇颈龙 *Thaumatosaurus* [*Rhomaleosaurus*] *victor* (Fraas)
德国，早侏罗世；长约3.3米；腹面，示发达的腹肋筐及肢带的腹面部分；变形的四肢骨亦清晰可辨

在水中生活的爬行类除调孔类及鱼龙类以外，尚有蜥蜴类沧龙（*Mosasaurus*），鳄类中的地龙（*Geosaurus*）等。

4、鱼龙类（Ichthyosauria）是人所熟知的海生爬行动物。最早出现于三叠纪，从它出现时起，其形态特征已极为特殊，估计它已经经过较长期的进化发展。所以它的祖先及起源均不清楚，只能根据它具有迷齿型牙齿，而推测它可能与杯龙类有某些关系。鱼龙（*Ichthyosaurus*）出现于三叠纪初期，具流线型体型，与鲨、海豚等惊人相似，常被引证为趋同的最有说服力的例子。鱼龙具倒歪尾型尾，背部具肉质背鳍，肢骨特化为多排六角块状小骨，支持桡足（图 18—77、78）。脊椎骨也成为扁盘状双凹型椎体。其生殖方式

也改为卵胎生以适应海中生活。我国发现的巢湖龙（*Chaohusaurus*）和喜马拉雅鱼龙（*Himalayasaurus*）都是三叠纪的种类。鱼龙类的颞孔类型是个有争议的问题，有人认为它应属于上孔型（图 18—61E），有人认为它属调孔型。至少，鱼龙类不同于调孔类的其他几个目，独自构成一个独立的自然类群。它的起源也未完全弄清。

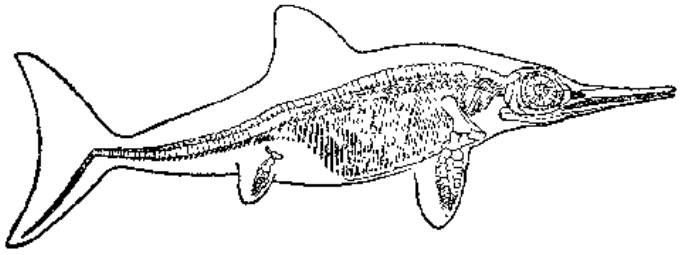


图 18—77 窄鱼龙*Stenopterygius quadriscissus*（Quenstedt）
约×1/14，德国，早侏罗世

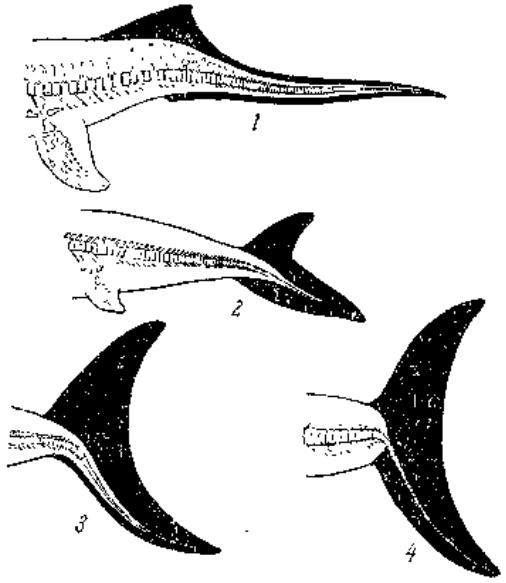


图 18—78 鱼龙的尾鳍
1—混鱼龙（*Mixosaurus nordenskŏldii*）三叠纪年青个体；2—窄鱼龙（*Stenopterygius quadriscissus*）早侏罗世晚期，年青个体；3—同上成年个体；4—硕鳍鱼龙（*Macropterygius trigonus* var. *posthumus*）白垩纪。表示三叠纪的种类尾椎稍倾斜伸入尾鳍下叶，侏罗纪以后的种类脊椎急剧倾斜伸入尾鳍下叶

5．双孔亚纲（Diapsida），又译双弓亚纲，是中生代最繁盛和最重要的爬行动物，种类繁多，现生爬行动物中，除龟鳖类外，其余三个目（喙头目、有鳞目和鳄目）都属于这一亚纲。这一亚纲的各目，实际上是由两个自然类群构成的，即鳞龙类和初龙类。现通常作为两个次亚纲。

1）鳞龙次亚纲（Lepidosauria）是双孔类中较原始的种类，体外多被有鳞片，包括三个目（喙头目、有鳞目、始鳄目）。喙头目（Rhynchocephalia）的化石曾在我国华北侏罗—白垩纪地层中发现，称为东方喙龙（*Rhynchosaurus orientalis*）。

有鳞目（Squamata）包括现代的蛇类（Ophidia）和蜥蜴类（Lacertilia），在现存爬行类中，它是最繁盛的一类，占居在地球上的大部分地区。我国多次发现蜥蜴化石，如矢部蜥（*Yabeinosaurus*）、潜山蜥（*Qianshanosaurus*）等。山东临朐曾发现硅藻中新蛇（*Micronatrix diatomus*）。

鳞龙类中较原始的一类即始鳄目（Eosuchia），小型、身体结构轻巧，我国有湖北三叠纪的海生汉江蜥（*Hanosaurus*）等。

2）初龙次亚纲（Archosauria），共包括五个目（槽齿目、鳄目、蜥臀目、鸟臀目、翼龙目），大都具槽生齿，有眶前孔，多数没有松果孔。

槽齿目（Thecodontia）中较重要的有二类，即植龙类和假鳄类。植龙类（Phytosauria）是一种身躯披甲的爬行动物，一般背甲较发育，与现代鳄类近似。我国发现这一类化石不多，南漳龙（*Nanchangsaurus*）可能属于这一类，它的背部有骨板。假鳄类（Pseudosuchia）身体比较轻巧，可四足行走，亦可暂时性两足行走。我国已发现的假鳄类化石有弯咀龙（*Chasmatosaurus*）、山西鳄（*Shansisuchus*）等（图 18—79）近年湖南桑植发现的芙蓉龙（*Lotosaurus*），以其长的背神经棘和口中无牙而独具特色。

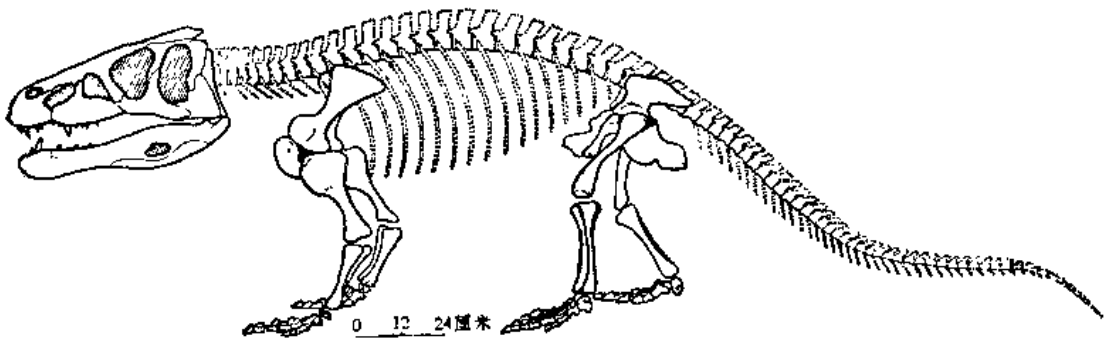


图 18—79 山西鳄 *Shansisuchus shansiensis* Young
山西，三叠纪

鳄类（Crocodilia）是初龙类中延续至今的唯一代表。头骨原始、扁平、吻长，多具利齿，有较完善的次生腭，头骨上有明显的凹坑和花纹。我国过去发现的鳄类化石很多，但有些较破碎。广东南雄古新统的平顶鳄（*Planocrania*）是西贝鳄类（Sebecidae）的代表（图 18—80），过去认为西贝鳄类只见于南美，所以广东的发现为西贝鳄类在亚洲的出现提供了证据❶。

翼龙类（Pterosauria）爬行类中唯一营空中生活的种类。翼龙类头骨各部分趋向愈合，有发达的胸骨，肢骨骨壁薄而髓腔大。其飞行器官为一皮肤组成的翼膜，张于伸长的第四指及身体侧部之间。第五指退化，前三指可以用于攀扶。

翼龙类大体可以分为三类。长尾，口内具长牙，掌骨较短的为喙嘴龙类（Rhampho-

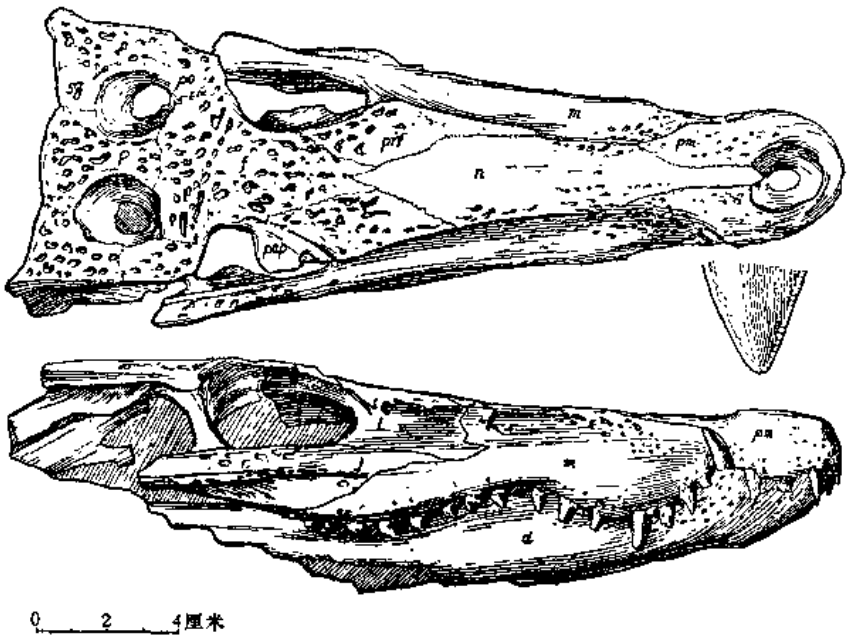


图 18—80 平顶鳄 *Planocrania datangensis* Li
广东，古新世
上、头骨顶视；下、头骨及下颌侧视；中、牙齿尖端，示锯齿

❶ 过去曾在四川晚侏罗世地层中发现西蜀鳄（*Hsisosuchus*）能否归入西贝鳄类尚有不同意见。

rhynchoidea)，主要生活于侏罗纪，喙嘴龙（*Rhamphorhynchus*）产于德国佐伦霍芬，可以作为这一类的代表（图 18—81）。翼指龙（*Pterodactyla*）尾极短，口内牙齿稍退化，掌骨较长。它可以作为主要生活在晚侏罗世的翼指龙类（Pterodactyloidea）的代表（图 18—82）。第三类为由白垩纪的翼龙组成的准噶尔翼龙类（Dsungaripteroidea），具联合背椎，头顶部有隆起的骨质嵴，牙齿极度退化。我国所产准噶尔翼龙（*Dsungaripterus*）可作为代表（图 18—83）。美国晚白垩世的无齿翼龙（*Pteranodon*）为其中最特化的一个属（图 18—81）。

初龙类中的另两个目（蜥臀目及鸟臀目）常被通称为恐龙，因为化石多，而且不论在地质上及生物上，甚至陈列、普及的重要性均较突出，故列为专门一节叙述。

"恐龙"（Dinosaurs）是初龙类中两个目——蜥臀目和鸟臀目的俗称．正因为如此，"恐龙"的概念常被弄错。除这两个目以外的爬行类可以命名为"××龙"，但不可称作"××恐龙"。而且"恐龙"（Dinosaurus）也不是系统分类中某一阶元的名称。

蜥臀目（Saurischia）和鸟臀目（Ornithischia）分别起源于槽齿类。蜥臀类具有三射式骨盘，鸟臀类具四射式骨盘（图 18—84）。它们二者之间没有比与其各余目更密切的亲缘关系。

蜥臀目具三射骨盘。其中兽脚亚目（Theropoda）为肉食性蜥臀类，两足行走，其趾

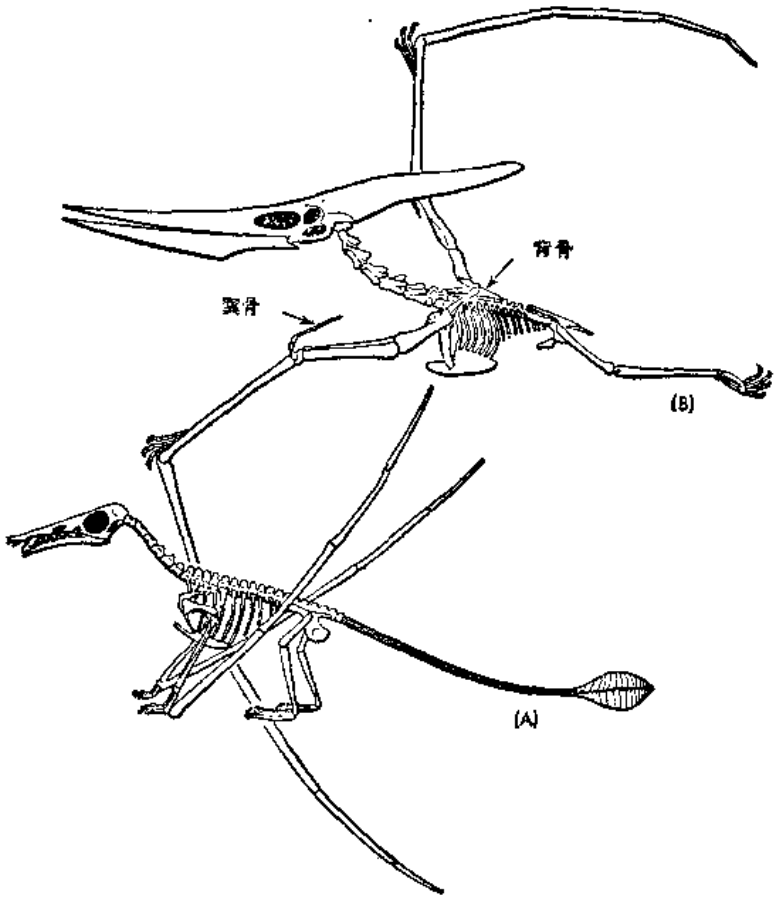


图 18—81 翼龙

A—喙口龙（*Rhamphorhynchus gemmingi* v. Meyer.）德国，侏罗纪，翼长约60厘米；B—无齿翼龙 *Pteranodon ingens* Marsh，美国，白垩纪，翼长约 6 米；腕部有翼骨，用于支持翼膜，联合背椎使肌肉增加了附着面积而大大增加了翼的力量；头部的骨质嵴，巨大的眶前孔，均为其特征

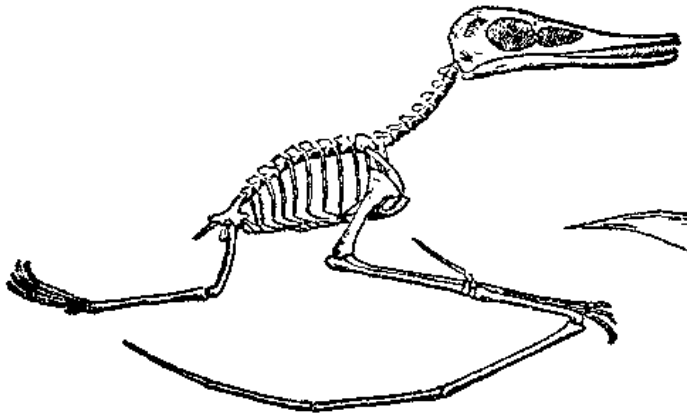


图 18—82 翼指龙*Pteradactylus* sp.
西欧，侏罗纪

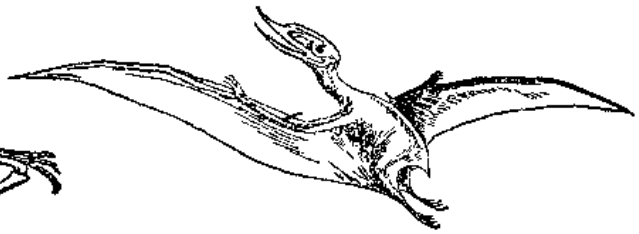


图 18—83 准噶尔翼龙（*Dsungaripterus*）复原图
新疆，白垩纪

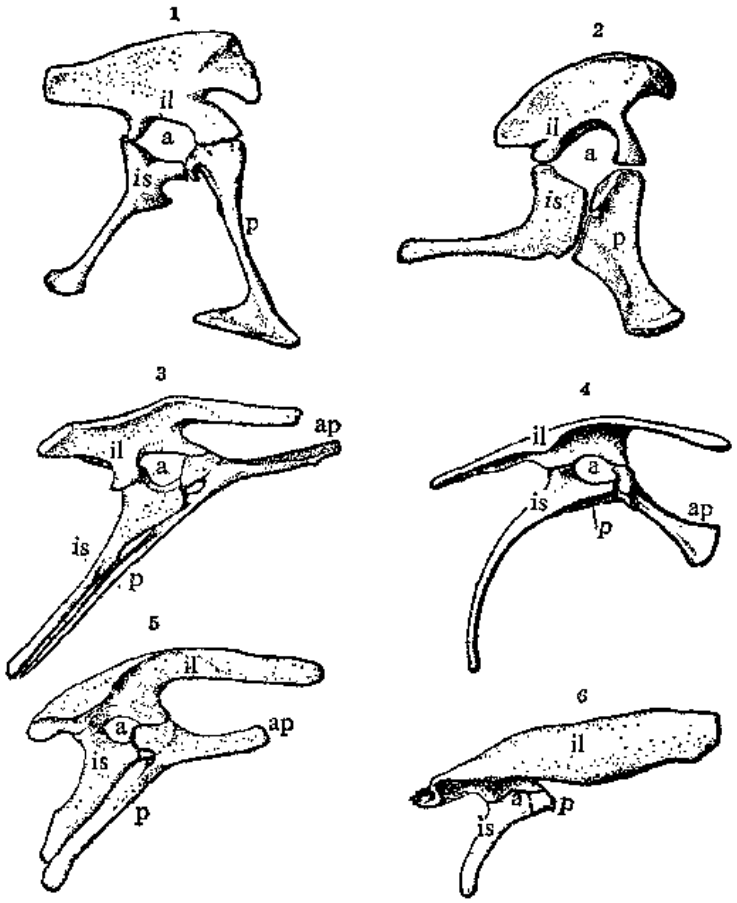


图 18—84 恐龙骨盘构造
1—2.三射式骨盘，蜥臀类。1—跃龙（*Allosaurus*）；2—圆顶龙（*Camarasaurus*）；3—6.四射式，鸟臀类：3—神奇龙（*Thescelosaurus*）；4—单角龙（*Monoclonius*）；5—剑龙（*Stegosaurus*）；6—甲龙（*Ankylosaurus*）；a—髋臼窝；ap—耻骨前突；il—肠骨；is—坐骨；p—耻骨

端具锐利的爪，口中有利齿。著名的有北美的霸王龙（*Tyrannosaurus*）（图 18—85）、跃龙（*Allosaurus*）（图 18—90）等。我国过去曾多次发现肉食龙类，但化石均较破碎，近来发现了较完整的永川龙（*Yongchuanosaurus*）化石（图 18—86）。兽脚类生活于晚三叠世

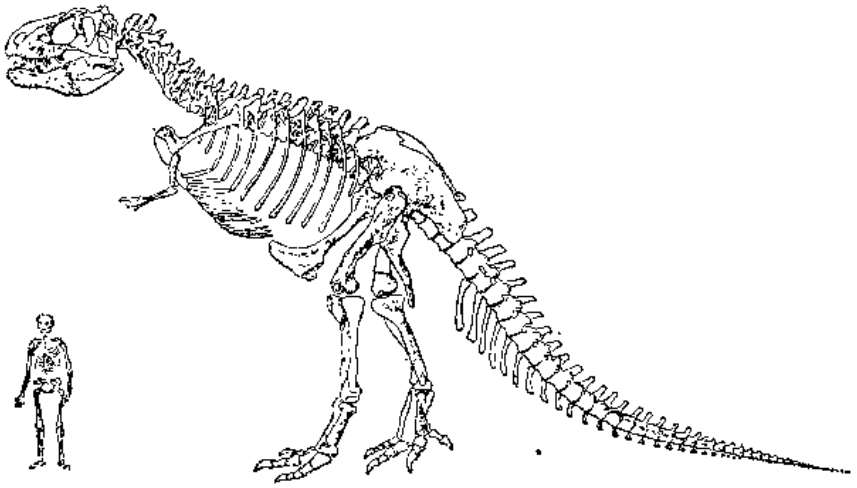


图 18—85 霸王龙 *Tyrannosaurus rex* Osborn.
长 10 米，美国，晚白垩世

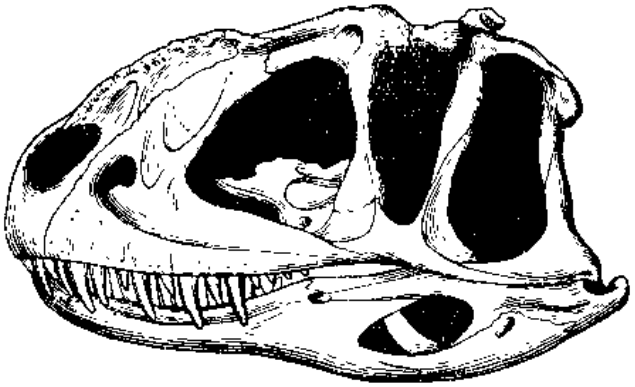


图 18—86 永川龙头骨 *Yongchuanosaurus Shangyouensis* Dong.
×1/9，四川，侏罗纪

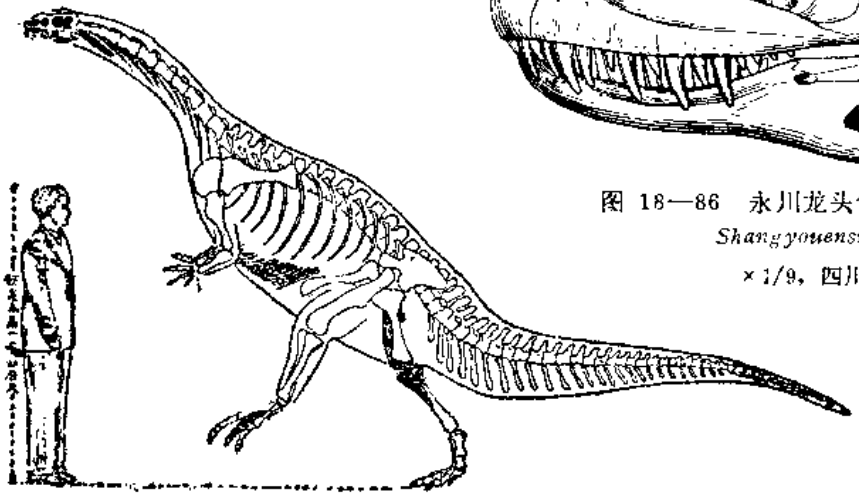


图 18—87 禄丰龙 *Lufengosaurus huenei* Young.
云南，晚三叠世

图 18—88 马门溪龙 *Mamenchisaurus hochuanensis* Young et Chao
四川，侏罗纪

至白垩纪。

古脚亚目（Palaeopoda）曾称为原蜥脚类（Prosauropoda），亦称板龙类（Platysauria），是生活于三叠纪晚期的小型至中型的恐龙，身体较粗壮，半四足行走。云南三叠纪的禄丰龙（*Lufengosaurus*）可作为此类的代表（图18—87）。

蜥脚亚目（Sauropoda）为四足行走的素食性巨型恐龙，牙齿呈小匙状，颈及尾均长。生活时可能生活在沼泽河湖周围，并可在水中躲藏，以避敌害。著名的有梁龙（*Diplodocus*）和马门溪龙（*Mamenchisaurus*）等，主要生活在侏罗纪至白垩纪（图18—88）。

鸟臀目腰带四射型（或称工字形），包括着多种不同类型的恐龙，而其系统关系并不十分清楚，目前分为五个亚目。

鸟脚亚目（Ornithopoda）是恐龙类中化石最多的一类，其内容亦很庞杂，比较不特化，两足或四足行走。嘴部一般扁平，下颌骨前方有单独的前齿骨。最早被人们发现的恐龙——禽龙（*Iguanodon*）即属此类。我国的青岛龙（*Tsintaosaurus*）和山东龙（*Shantungosaurus*）可以分别代表头部有顶饰的和无顶饰的鸭嘴龙类（图17—89,90）。我国北方晚侏罗世至白垩纪地层中的鹦鹉嘴龙（*Psittacosaurus*）为鸟脚亚目中的小型恐龙化石。头部具顶饰的鸭嘴龙的主要特征为前颌骨和鼻骨退到头顶上，形成中空的突起，对其功能尚无一致的解释。鸟脚类的早期代表发现于晚三叠世。晚侏罗世到白垩纪繁盛，鸭嘴龙类繁盛于白垩纪，尤其晚白垩世更多。

图 17—89　青鸟龙 *Tsintaosaurus spinorhinus* Young 复原图
山东，白垩纪

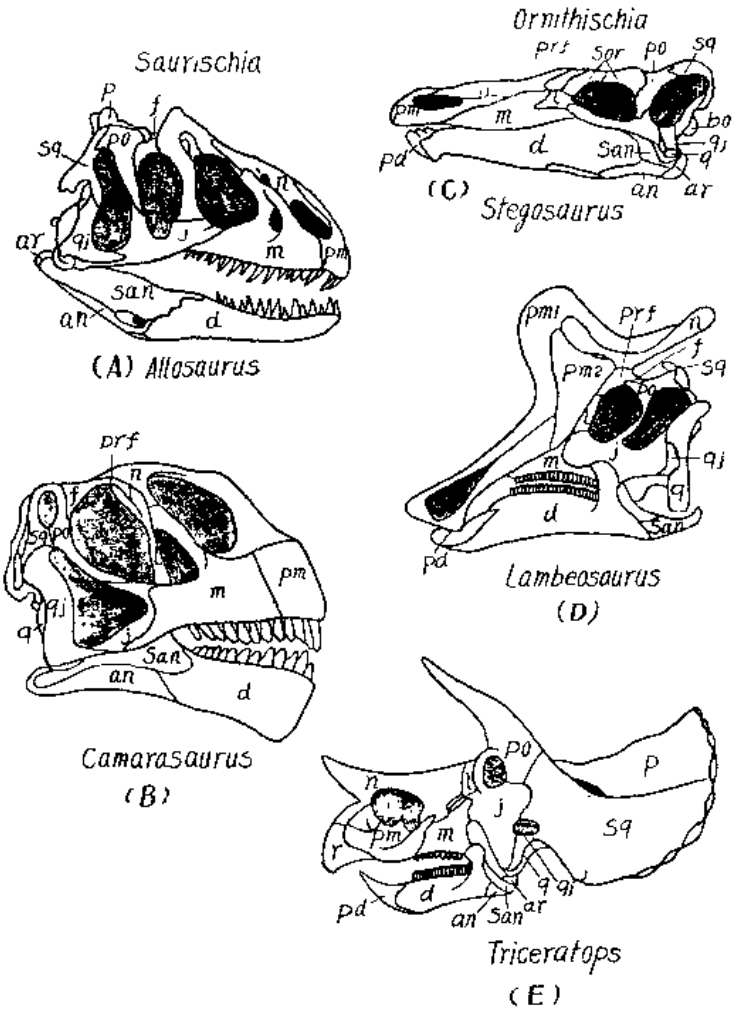


图 18—90　恐龙类头骨构造图
A—跃龙（*Allosaurus*），食肉的兽脚类恐龙，×1/10；B—圆顶龙（*Camarasaurus*），食植物的蜥脚类，×1/12；C—剑龙（*Stegosaurus*），×1/10；D—赖氏龙（*Lambeosaurus*），水栖鸟脚类恐龙，×2/15；E—三角龙（*Triceratops*），×1/25

剑龙亚目（Stegosauria），四足行走，背部具直立的骨板，尾部后端具骨质刺棒两对，头小，脑亦很小。但荐部神经节巨大，指挥身体后部，尤其是尾部及后肢的运动。我国近年发现的沱江龙（*Tuojianosaurus*）为一较完整的骨架，其背部前部具骨板，而后部具骨棘。剑龙类主要出现于侏罗纪，可延续到白垩纪初期（图 18—91），是恐龙类中最先灭亡的一个大类。

甲龙亚目（Ankylosauria）的恐龙体矮壮笨拙，全身被骨质甲所包裹，牙齿细弱，以植物为食。主要发现于白垩纪地层（图 18—92）。我国内蒙、甘肃曾发现这一类化石。

角龙亚目（Ceratopsia）是四足行走蔬食性恐龙。头骨后部扩大形成颈盾，颈盾有的分叉，呈角状。有些在头部生出一个至数个角，头骨前方窄而高。多发现于白垩纪晚期地层（图18—90E，93）。

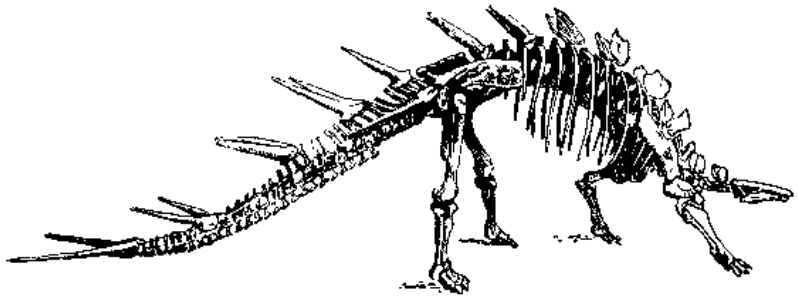


图18—91　剑龙 *Kentrurosaurus aethiopicus* Hennig
×1/54　东非，晚侏罗世

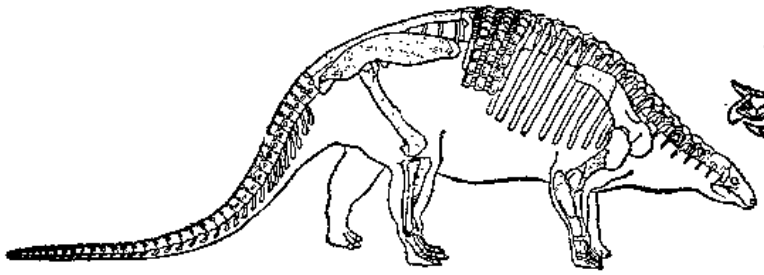


图 18—92　甲龙 *Nodosaurus tectilis* Marsh，
约 1/30，美国，晚白垩世

图 18—93　三角龙*Triceratops prorsus* Marsh，
×1/137，美国，白垩纪

我国北方晚侏罗世至白垩纪地层中发现的鹦鹉嘴龙（*Psittacosaurus*）即属于角龙类的祖先类型（图 18—94）。

肿头龙亚目（Pachycephalosauria）是不允前从鸟脚亚目中分出来的，其主要特点是头骨肿厚，颞孔封闭；骨盘中耻骨被坐骨排挤，不参与组成髋臼（图 18—95）。

鸟臀类恐龙的牙齿较特殊，在下颌的每一侧同时有几排牙齿，处于不同的生长阶段。较上一排磨蚀后，较下一排即可补充使用（图 17—96，97）。

恐龙除骨骼可形成化石外，恐龙蛋及胃石均可保存为化石，恐龙足印也较常见，有时皮肤亦可形成化石。恐龙蛋化石从 20 年代在蒙古人民共和国发现以后，在我国许多地方发现整窝的蛋化石（图 18—98）。恐龙蛋化石在我国对划分南方白垩纪与第三纪地层帮助极大。蛋化石的研究为古脊椎动物学开辟了新的领域。足印化石包括恐龙足印及其他动物的足印。限于条件，有些足印能与动物配合起来而确切指出其归属，若一时弄不清则可依

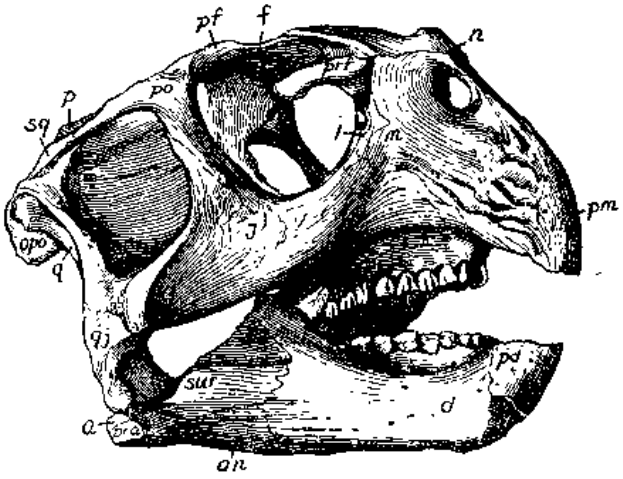


图 18—94 鹦鹉嘴龙 *Psittacosaurus youngi* Chao
×1/2，山东，白垩纪

图 18—95 肿头龙类脊顶龙*Stegoceras* 〔*Troödon*〕 *validus* Lambe，
约×1/20，美国，晚白垩世

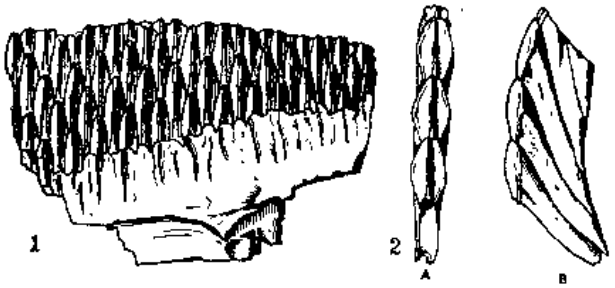


图 18—96 鸭嘴龙牙齿
1—*Kritosaurus breviceps*下颌牙齿，舌面视，约×1/4；
2—*Anatosaurus annectens*的一列牙齿，
A—舌面；B—侧视面；C—唇面 约×1/3

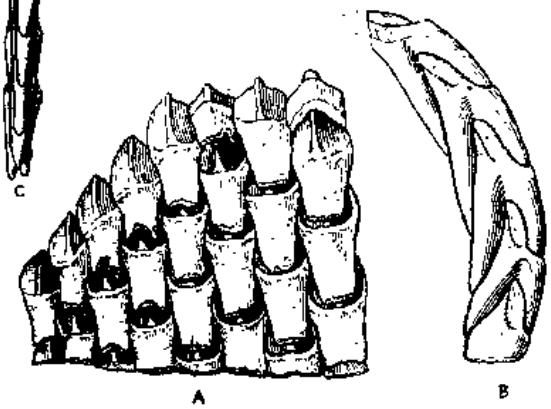


图 18—97 三角龙 *Triceratops flabellatus* Marsh 下颌牙齿
A—舌面观；B—后视，舌侧在右；×2/5，美国，晚白垩世

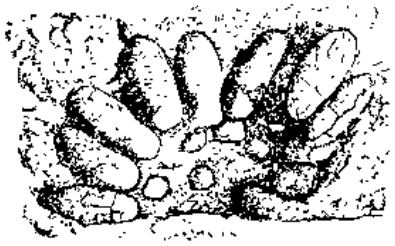


图 18—98 成窝的恐龙蛋化石

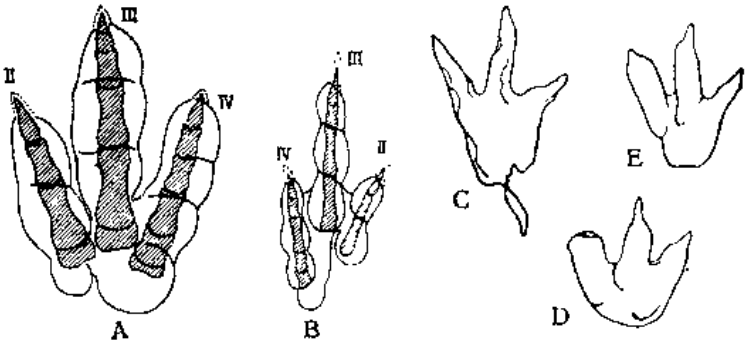


图 18—99 恐龙足印
A—*Eubrontes giganteus*，×1/10；B—*Grallator cursorius*，×2/5；C-E—*Sataplusaurus*，C—*S. tchabou-kani*，长25厘米；D. *S. dzotsenidzei*，长22厘米；E. *S. kandelakii*，长 22 厘米；以上全部为兽脚类恐龙

动物命名法规，为每一足印定出属种名，但这只能是形态属（图 18—99）。

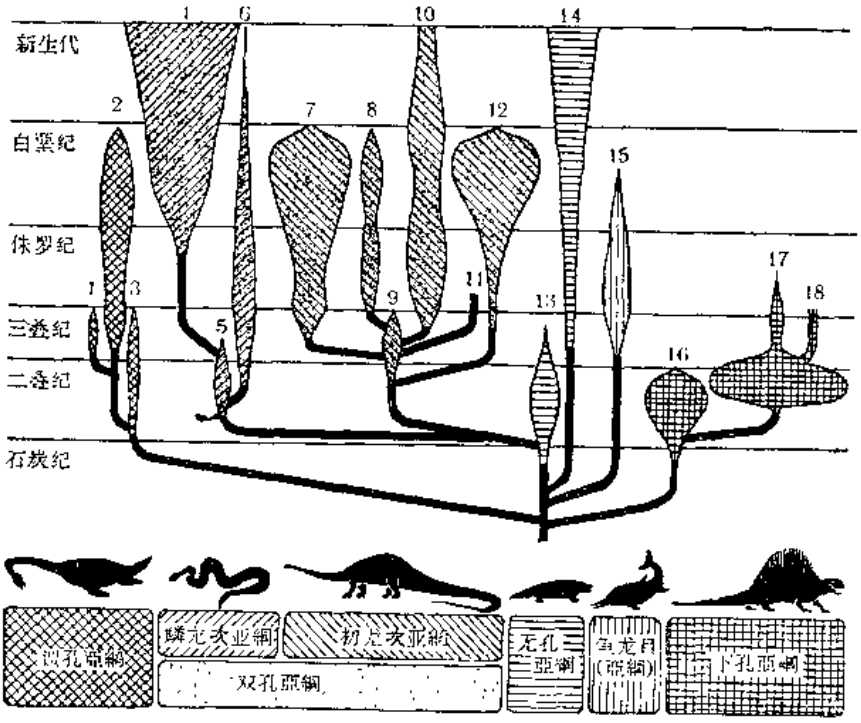


图 18—100　爬行动物的地史分布及盛衰情况

1—楯齿龙目；2—蜥鳍目；3—原龙目；4—有鳞目；5—始鳄目；6—喙头目；7—蜥臀目；8—翼龙目；9—槽齿目；10—鳄目；11—进化为鸟类；12—鸟臀目；13—杯龙目；14—龟鳖目；15—鱼龙目；16—盘龙目；17—兽孔目；18—进化至哺乳类

八、鸟　　纲(Aves)

（一）鸟类的特点及其对飞行的适应

鸟类不是唯一能飞行的脊椎动物，但它对飞行的适应是最成功的。除了骨骼致密，髓腔大，许多部分骨骼愈合，肌肉发达等以外，它的羽毛可以保持恒温也可以助其飞翔，心脏分隔完全可以保证新鲜血液的供应而提高了新陈代谢能力等都构成促其成功的重要条件。

（二）侏罗纪的始祖鸟

鸟纲中可分为古鸟亚纲（Archaeornithes）及今鸟亚纲（Neornithes）两个大类。古鸟亚纲只有发现于德国巴伐利亚佐仑霍芬(Solenhofen）侏罗纪地层中的始祖鸟（*Archaeopteryx*）为其唯一代表。

始祖鸟除去有羽毛外，其余骨骼特点均与爬行类一致，如有尾、有牙、四肢仍具爪等。现在一般认为始祖鸟不是现代鸟的祖先，只是进化中的一个侧枝，真正鸟类的祖先可能要出现的更早（图 18—101，102）。

（三）白垩纪的鸟

白垩纪的鸟已属今鸟亚纲。它们与现代鸟有许多一致的特点。骨骼已进一步愈合，如头骨、骨盆和荐椎，前肢骨骼等，尾骨已退缩，胸骨已扩大。但它们都仍有牙齿。如北美

图 18—101 始祖鸟 (*Archaeopteryx*)，×1/5

已知最早的鸟类的骨架，并有羽毛的印痕。图示被发现时保存的原状

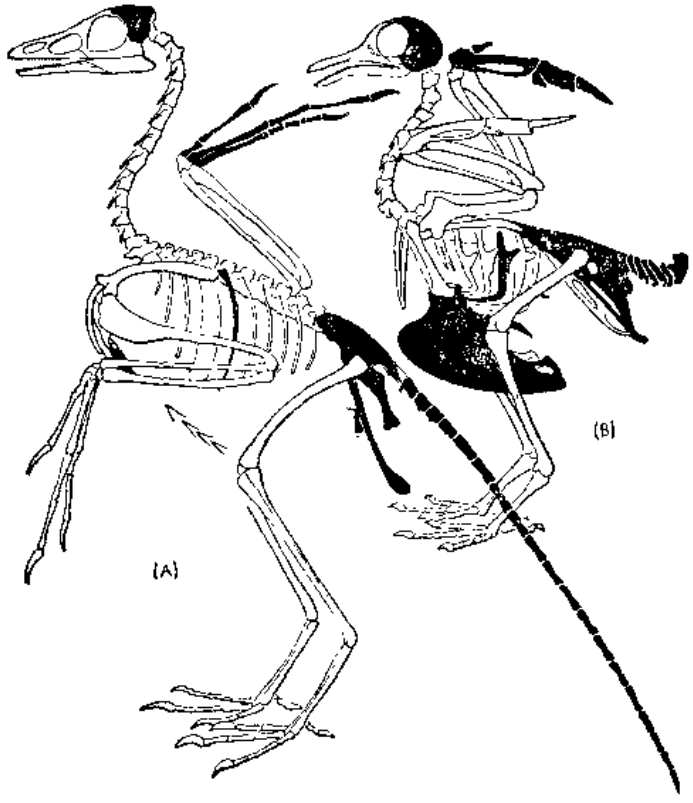


图 18—102 侏罗纪的始祖鸟 (*Archaeopteryx*) (A)和现代鸽 (B)的骨骼比较

图中填成全黑的部分，表示对比的部分(脑颅、翅膀骨、脑骨、肋骨，骨盆、尾骨)。大小未按比例。现代鸟的脑颅扩大，翅膀骨愈合、骨盆结成一块，胸骨极度扩大以附着强大的翼肌，所有这些以及其它的适应性，均使得现代鸟类成为有效的飞行动物

图 18—103 山旺山东鸟 *Shandongornis shanwanensis* Yeh

×1/2，山东临朐，中中新世

白垩纪的黄昏鸟 (*Hesperornis*) 就具有这些特点。同时白垩纪尚有另一些可能已不具牙齿的鸟，如鱼鸟 (*Ichthyornis*)。

(四) 新生代的鸟类

新生代鸟类已全部现代化，但其中最原始的却是一些大型的走禽，又称平胸类如鸵鸟

(*Struthio*)、恐鸟 (*Dinornis*) 等。

由于鸟类骨胳的骨壁薄而且多较细，且由于其多生活于森林及水边，化石难于保存，而且完整的化石更不多，所以化石鸟类的研究鉴定工作较为困难。

我国周口店、萨拉乌苏等不少地方发现有散碎的鸟骨胳化石。近来山东临朐山旺中新世地层中多次发现较完整的鸟化石（图17—103)。

我国鸟类化石中最常见的是鸵鸟，其分布范围包括华北大部和西北、华东、东北的各一部分地区。时代最早的为发现于周口店的中更新世鸵鸟腿骨化石，此外，中、晚更新世的鸵鸟蛋化石最常见。

九、哺乳纲(Mammalia)

（一）哺乳纲的特点及其与爬行纲的比较

哺乳类是脊椎动物中最高等的一类，它具有更完善的适应能力。恒温、哺乳、脑发达，胎生（除单孔类外）等都是它的特点。作为古生物学研究对象，它的骨骼结构比爬行类更为紧凑和坚固；易保存为化石的牙齿高度分化可据以进行研究等，也是很重要的特点。

现以哺乳动物中较一般的特征与爬行类作一比较（图 17—104，表1)。

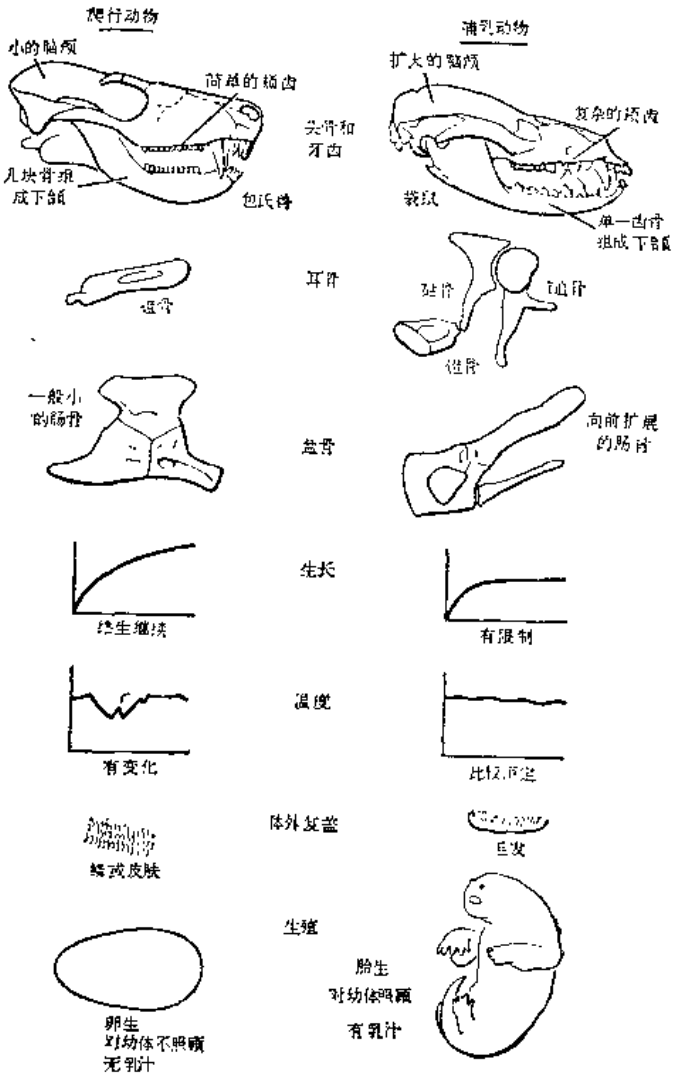


图 18—104 爬行动物与哺乳动物某些特性对比图

（二）哺乳动物的起源与分类

一般认为哺乳动物可能起源于爬行动物兽孔目中较进步的兽齿类的某些类别。近来较多的人认为哺乳类各目可能是多系起源。最有可能起源于鼬龙类 (Ictidosauria)、犬齿兽类 (Cynodontia) 和包氏兽形类 (Bauriamorpha)

哺乳动物的分类是以现代动物为基础建立的，由于化石类群的不断发现，使哺乳动物的分类不断复杂化。由于近年来研究工作的深入，使过去相对稳定的哺乳动物目一级的分类也在发生变化。

目前古生物学家将哺乳动物分为四个大的类群—亚纲。1. 始兽亚纲 (Eotheria) 包括了三叠纪和侏罗纪的原始哺乳动物，分属于梁齿目或柱齿目 (Docodonta) 和三尖齿目

爬行纲及哺乳纲特征对比表

爬　行　类	哺　乳　类
脑　小	脑　大
颊齿不分化，简单	颊齿分化，复杂
枕髁一个（兽孔类二个）	枕髁二个
中耳内有一块小骨	中耳内有三块小骨
（镫骨）	（镫骨、砧骨、锤骨）
下颌骨由数块骨骼组成	下颌骨仅由齿骨组成
颈部肋骨游离	颈肋愈合于颈椎
有腰肋	无腰肋
乌喙骨游离	乌喙骨为肩胛骨上的突起
骨盘各骨分离不愈合	骨盘各骨愈合
	（肠骨、耻骨、坐骨）
肠骨短小	肠骨向前扩大
终生持续生长	成年后生长基本中止
变　温	恒　温
体外具鳞或甲	体外具毛发
卵生、无乳汁不哺乳	胎生，分泌乳汁哺乳幼儿

(Triconodonta)。2.原兽亚纲 (Prototheria) 仅包括单孔目 (Monotremata) 一个目，现生的卵生哺乳动物—鸭咀兽和针鼹为其典型代表。3.异兽亚纲 (Allotheria) 仅包括多瘤齿兽目 (Multituberculata) 的一些古老哺乳动物。4.兽亚纲 (Theria) 包括了现代哺乳动物在内的三十余个化石和现生的目，分属于祖兽、后兽和完兽三个次亚纲（图 18—176)。

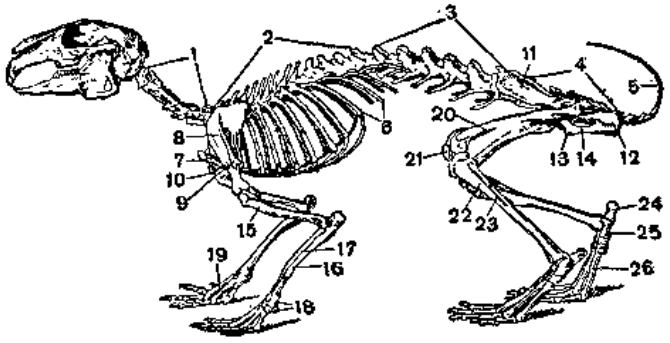
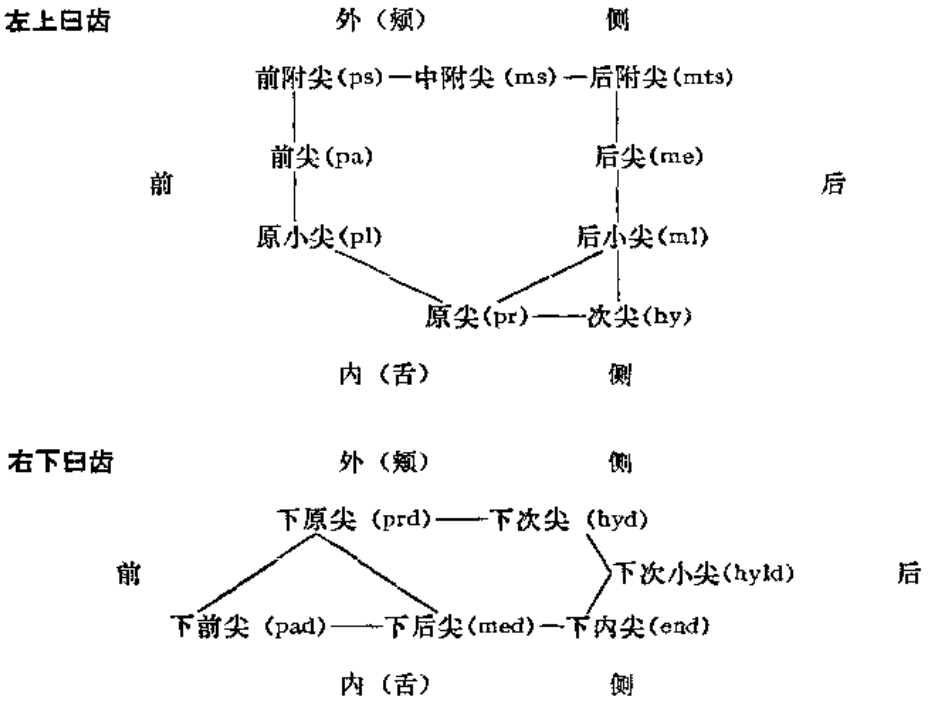


图 18—105　兔的骨骼

1—颈椎；2—胸椎；3—腰椎；4—荐椎；5—尾椎；6—肋骨；7—胸骨柄；8—肩胛骨；9—肩胛骨的肩峰突；10—肩胛骨的喙突；11—肠骨；12—坐骨；13—耻骨；14—括约肌孔；15—肱骨；16—尺骨；17—桡骨；18—腕骨19—掌骨；20—股骨；21—膝盖骨；22—胫骨；23—腓骨；24—跗骨；25—距骨26—跖骨

（三）哺乳动物的牙齿

牙齿对于鉴定哺乳动物化石有着极重要的意义。哺乳动物的牙齿在幼年时为乳齿，在其生长过程中萌出的恒齿不随身体的增长而发生变化。同时各类哺乳动物的牙齿也各具特征，这就使化石的鉴定工作有了更可靠的依据。目前通用的对牙齿的各个齿尖进行命名的方案是由美国古生物学家奥斯朋创立，以后又经过改进的。现列其图示如下（牙齿冠面向上见图18—106，附表)：



表附　牙齿上之尖、脊等名称对照表

上：					
anterocone	a	前小尖	protoloph	p	原脊
protocone	pr	原尖	metaloph	m	后脊
paracone	pa	前尖	protolophid	pd	下原脊
metacone	me	后尖	hypolophid	hd	下次脊
protoconule	pl	原小尖	paralophid	pald	下前脊
metaconc	ml	后小尖	metalophid	md	下后脊
hypocone	hy	次尖	pretossette	prf	前凹
mesocone	mes	中尖	medifossette	mf	中凹
parastyle	ps	前附尖	postfossette	pst	后凹
mesostyle	ms	中附尖	Crista	cr	小刺
metastyle	mts	后附尖	Crochet	c	前刺
hypostyle	hs	次附尖	antecrochet	anc	反前刺
下：			postprotoconal valley	psv	内谷
protoconid	prd	下原尖	preprotoconol groove	prg	前弯
paraconid	pad	下前尖	hypoconal groove	hyg	后弯
metaconid	med	下后尖	pliprotoloph	pp	前角
hypoconid	hyd	下次尖	plihypostyle	ph	后角
mesoconid	mosd	下中尖	plicaballin	pc	马刺
entoconid	end	下内尖	metaflexid	mtf	后谷
hypoconulid	hld	下次小尖	entoflexid	enf	内谷
metastylid	mtsd	下后附尖	ectoflexid	ect	外谷
entostylid	esd	下内附尖	protoselene	prsl	原堤
脊：			metaselene	mtsl	后堤
ectoloph	e	外脊	palaeomeryx fold	pm	原麝鹿褶

❶ 此表所列之简称为本章所通用者，近年原始真兽类之研究日益详细，另有统一命名建议，可参阅周明镇等，1975，古脊椎动物与古人类13(4)257—266

由于哺乳动物的牙齿形态及其珐琅质褶皱变化极大而形成多种花纹，因此，这只能是一种极概括的示意图。一般哺乳动物的上臼齿多呈方形，而下臼齿较狭长（图 18—106）

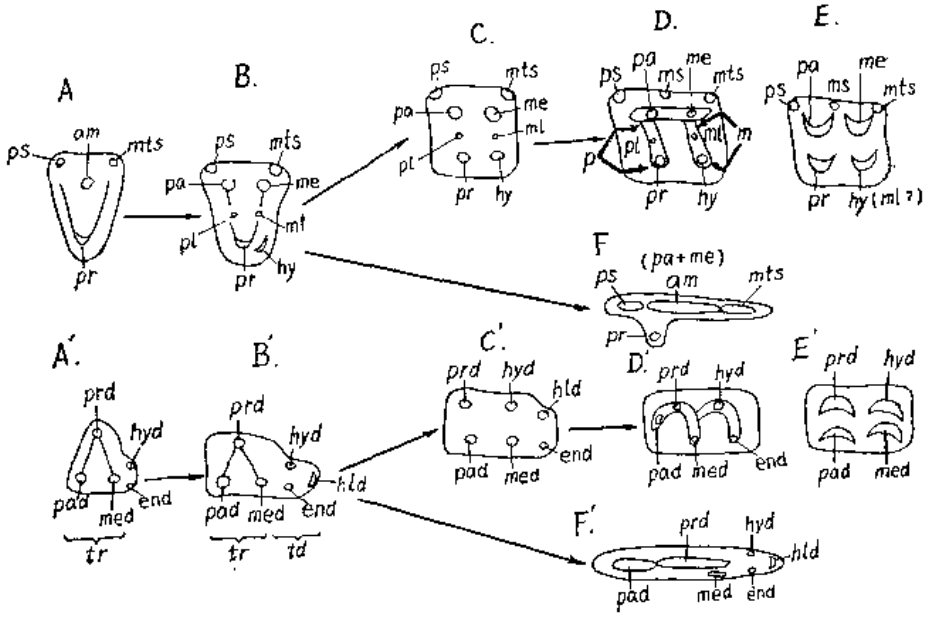


图 18—106　哺乳动物牙齿之牙尖演变示意图

A→F：左上臼齿；A′→F′：右下臼齿

A—三瘤齿类；B—食虫类，肉齿类；C—原始有蹄类；D—奇蹄类；E—偶蹄类；F—食肉类

am—中尖；双尖；m—后脊；p—前脊；td—跟座；tr—三角座。其他同前

（四）原始哺乳动物

原始哺乳动物多指始兽、原兽、异兽三个亚纲的代表及兽亚纲中较低等的无胎盘类的祖兽次亚纲（Patriotheria）及后兽次亚纲（Methatheria）而言（图 18—176），它们的牙齿齿尖结构较简单。

1．梁齿兽或柱齿兽　其中一类的主齿尖沿牙齿的中轴，大体上排成一直线（图 18—107），我国云南禄丰三迭系中的摩根锥齿兽（*Morganucodon*），或称始带齿兽（*Eozostrodon*）即属此类图 18—108）。另一类即梁（柱）齿兽，其牙齿具两个横列的主尖，下臼齿亦较复杂，只见于北美（图 18—107F）

2．三尖齿兽类的三个主齿尖纵列，并且牙齿有了进一步的分化。我国云南禄丰三叠纪的中国锥齿兽（*Sinaconodon*）属于此目（图 18—107D，18—108）

3．对齿兽目（Symmetrodonta）的上、下臼齿的三个主齿尖，排成相对的三角形，（图 18—107G）它与完兽目（Pantotheria）构成古兽次亚纲。

4．完兽类（Pantotheria）又称三瘤齿类（Trituberculata），其齿尖已逐步分化，下臼齿已有三角座与跟座形成（图 18—107J）。我国辽宁侏罗系曾发现满洲兽（*Manchurodon*）即归属此目。对齿类在我国尚未发现。

5．多瘤齿类是高度特化的原始哺乳动物，其上、下臼齿上各有 2—3 排纵长的齿尖（图 18—107C），还具有强大的门齿。我国内蒙脑木根地区古新统发现多瘤齿类化石，以斜剪齿兽（*Lambdopsalis*）为最多。此外，在我国湖北亦发现此类化石。

6．单孔类化石不多且只限于澳洲。有袋类（Marsupialia）是后兽类的唯一的目，化

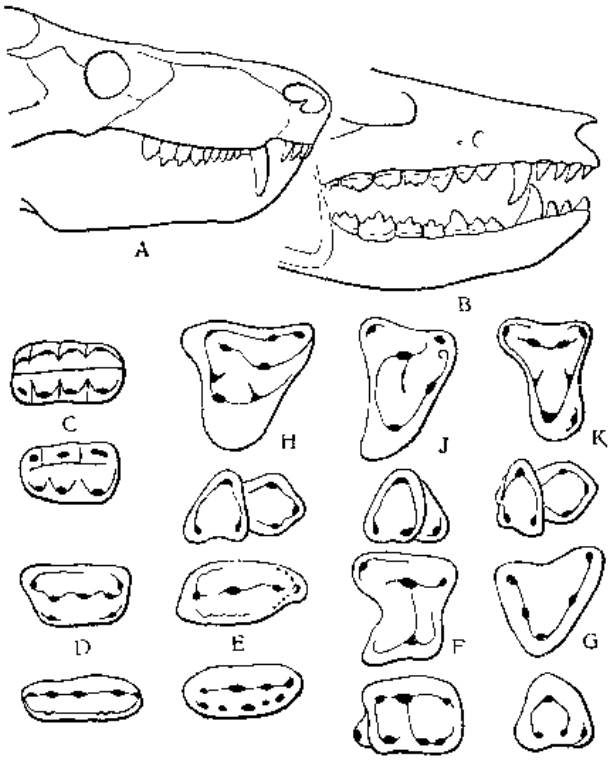


图 18—107 （A）犬颌兽（*Cynognathus*），一类三迭纪兽孔类爬行动物，显示牙齿的分化和有齿尖的颊齿；（B）原尖兽（*Priacodon*），一类侏罗纪的三尖齿兽类，在这些特点上胜过兽孔类。（C—K（早期哺乳动物颊齿的冠面视，每一组上面是上臼齿，下面是下臼齿；（C）多瘤齿兽类（Multituberculata）；（D）三尖齿兽类（Triconodont）；（E）摩根锥齿兽类（Morganucodont）；（F）梁齿兽（Docodont）；（G）对齿兽类（Symmetrodont）；（H）后兽（袋鼠类）；（J）完兽（Pantothere）；（K）真兽（有胎盘类）。大小不按比例。C至F代表在哺乳动物臼齿形式上不同的中生代"实验"产物，C（多瘤齿兽类）在一个相当长的地质时期内是成功的。G（对齿兽类）代表以后在新生代获得成功的臼齿形式的一种近似型。J（完兽类）是导至H（有袋类）和K（有胎盘类哺乳动物）的臼齿形式的这种成功形式的开始

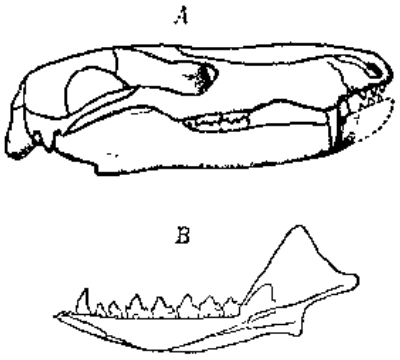


图 18—108 早期哺乳动物

A—中国锥齿兽 *Sinoconodon rigneyi* Olsen et Patterson 的头骨侧视，云南，晚三叠世，约×1.2；B—摩根锥齿兽（始带齿兽）*Morganucodon*（*Eozostrodon*）*oehleri* Rigney的下颌内视，云南，晚三叠世，约×1.2

石不少，现生种类亦较多，但主要分布于中、南美洲及澳洲。

（五）有胎盘类哺乳动物的分目和相互关系

现生和化石哺乳动物的绝大部分（约95%以上）是属于兽亚纲中的第三个类群——真兽次亚纲(Eutheria)的。这一类的共同特点是具有胎盘，它的幼仔在母体中达到较成熟阶段才出生（有袋类则在不十分成熟时出生，先在育儿袋中，靠母体喷射乳汁生活），很多情况下，初生的幼仔能随母兽生活。这一类动物的脑普遍较发达。

有胎盘类哺乳动物中有约30个目是人们所普遍承认的（图18—176），近来也还酝酿着一些新的目，如䗴兽目(Anagalida)、三角齿兽目（Deltatheridia）等。

有胎盘类众多的目的起源与其系统发生间的关系还不十分清楚，以致将它们归并为几个较大分类单位时，十分困难。但这些目间也有着某些联系。

（1）翼手目（Chiroptera）、皮翼目（Dermoptera）、纽齿目（Taeniodonta）和灵长目（Primates）显然都与最原始的有胎盘类——食虫目（Insectivora）有一定的亲缘关系。食虫目及翼手目多为一些形体较小的动物，具丘形齿，我国新生代地层中常有发现，尤以第四纪洞穴堆积中较为常见(图18—109B、C、D)。我国东北侏罗纪地层中发现的远藤兽（*Endotherium*）即为食虫类的早期代表，属于食虫目中的原真兽亚目(Proteutheria)，有胎盘类其他各目亦多起源于此类。

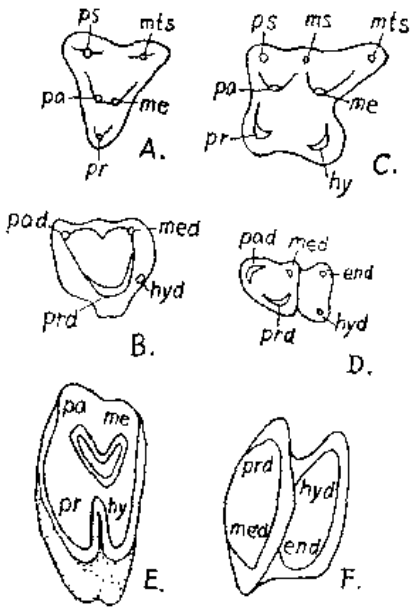


图 18—109 食虫类及兔形类颊齿结构

A—三角齿兽（*Deltatheridium*），左上颊齿；B—*Microgale* 左下颊齿；C—鳄鲵（*Crocidura*）的左下颊齿；D—同上之左下颊齿；E—兔形类之左上臼齿；F—兔形类之右下臼齿

（2）食肉目（Carnivora）及与其食性相同而进化上没有直接关系的肉齿目（Creodonta，或称古食肉目）从进化上看都与食虫类有着联系。肉齿目中的三角齿兽（*Deltatheridium*）过去曾长期被归属于食虫目（图 18—109A），但也有人提议建立三角齿兽目，但尚未得到普遍承认。食肉目的古猫兽类与肉齿类均生活于早第三纪初期，它具有肉齿类的某些原始特征，但具有不少进步特征，因而被认为是晚第三纪新食肉类的远祖。

（3）鲸目（Cetacea）适应于水中生活而极度特化，在第三纪早期最初出现时，其身体结构已很特化。所以其亲缘关系不明，但也可能起源于踝节目的中兽类的祖先类型。在我国东部沿海曾发现更新世至全新世的零星鲸类化石。

（4）兔形目（Lagomorpha）外貌和习性与啮齿目极为相似，过去不少人将其作为一个亚目——双门齿亚目（Duplicidentata）置于啮齿目。现在已经弄清，它们是独立起源的，其上下颌门齿各有两对，一对很大在前，另一对小在后，臼齿均为横脊状（图18—109E、F）。

（5）啮齿目（Rodentia）在现代哺乳动物中是种类及数量都很多的类群，它们的起源并不清楚，但近年来我国古新统化石的研究，将对解决这一问题有所帮助。过去曾将其作为与兔形类并列的一个亚目——单门齿亚目（Simplicidentata），共同组成啮齿目。现在则独立构成啮齿目。啮齿目是现代极为繁盛的哺乳动物，其牙齿分化为很多类型（图18—110），在上新世及更新世地层对比中具有重要作用。其上、下门齿各有一对且可终生持续生长，较晚期的类型其臼齿亦可终生持续生长，侧门齿前面的前臼齿退化形成齿缺。

（6）贫齿目（Edentata）和鳞甲目（Pholidota）在现代是分别分布于新大陆和旧大陆的两类哺乳动物，它们的起源目前还不清楚。值得注意的是在我国两次发现贫齿目化石如东方贫齿兽（*Ernanodon antelios*）和钟健兽（*Chungchienia*）。贫齿类牙齿或珐琅质退化，其中大部分具异关节型脊椎区别于其他哺乳动物（图 18—111）

（7）有蹄类是哺乳动物中很庞大的一个类群，踝节目（Condylartha）占据着重要地位，从它进化出若干重要的有蹄类，如奇蹄目（Perisodactyla）、偶蹄目（Artiodactyla）、全齿目（Pantodonta，亦称钝脚目 Amblypoda）、恐角目（Dinocerata）等，以及曾被认为只限于新大陆的南方有蹄类，如南蹄目（Notoungulata）、滑距骨目（Litopterna）、闪兽目（Astrapotheria）、异蹄目（Xenungulata）和焦兽目（Pyrotheria）也都可能起源于踝节类；目前南蹄目的代表在北美及我国和蒙古人民共和国亦曾发现。此外，两个很小的目——裂齿目（Tillodonta）和管齿目（Tubulidentata），从理论上也与踝节类有关。中兽类过去曾被归属于肉齿目，但目前已将其归属踝节目，它们四肢粗短、牙齿具钝的齿尖（图 18—112）。趾上具扁平的指甲而不具尖脱的爪。我国不少地区有中兽类化石。其中

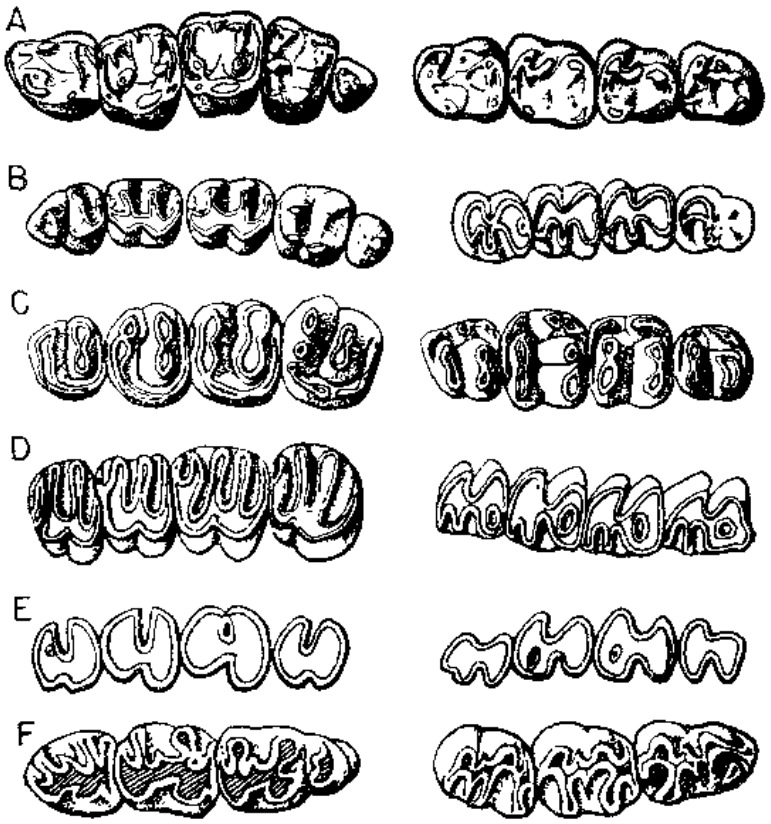


图 18—110　啮齿类的牙齿

左：右上颊齿；右：左下颊齿

A—副鼠 *Paramys*，始新世原始啮齿点，×3；B—壮鼠 *Ischyromys*，渐新世松鼠类，×3；C—烁鼠 *Florentiamys*，中新世囊鼠类，约 ×5；D—小鼠 *Theridomys*，早第三纪小鼠类，约 ×6；E—豚鼠 *Sciamys*，中新世南美豚鼠类，×5；F—真鼠 *Eumys*，渐新世鼠类，约×5

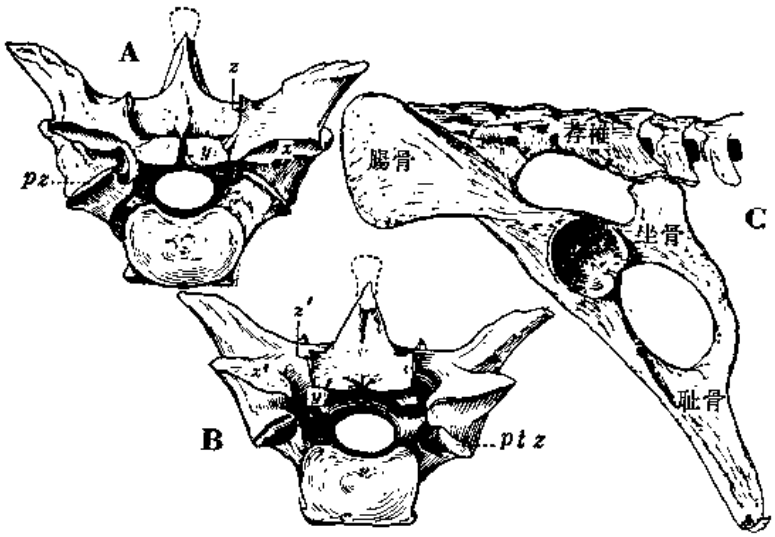


图 18—111　贫齿类异关节型腰椎(A—B)及坐骨与荐椎的联合(C)

pz—前关节突；ptz—后关节突；x、y、z 及x′、y′、z′为异关节面

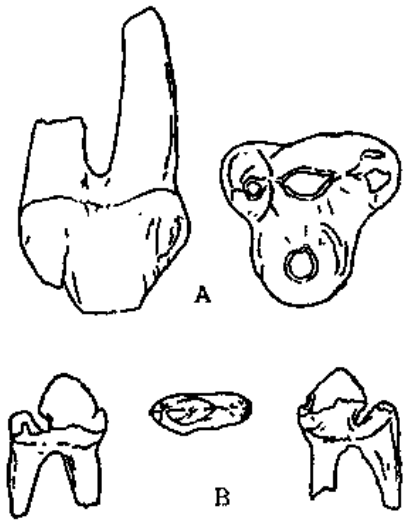


图 18—112　中兽类牙齿

A—河南中兽右上臼齿冠面及外侧面，*Honanodon macrodontus* Chow，×1/2；河南，始新世；B—浴河中兽下臼齿冠面及侧面，*Lohoodon lushiensis* Chow，×4/5，河南，始新世

最大的一种安氏中兽头骨长约一米。裂齿目在我国南雄和山东、山西等地亦曾发现。

（8）还有一类哺乳动物，从广义上讲也应属于有蹄类，但它们可能起源于北非的共同祖先，有人称之为次有蹄类。这就是长鼻目（Proboscidea）、索齿兽目（Desmostylia）、海牛目（Serenia）、蹄兔目（Hyracoidea）和只以一个属为代表的重脚目（Embrithopoda）。蹄兔类曾被认为只分布于地中海四周，但根据近十年来的研究，在我国亦发现蹄兔类的化石（图 18—113）。

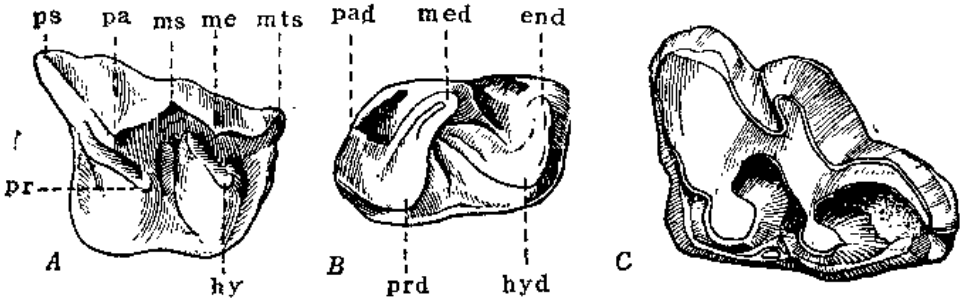


图 18—113　蹄兔类牙齿

A—B 现生种；C 上新世化石种

A—*Procavia capensis* 第三上臼齿，×2.4；B—*Heterohyrax syriacus* 第三下臼齿，×2.4；C—上新蹄兔 *Pliohyrax orientalis* Tung et Huang，左上第三臼齿，×0.8，山西，上新世

（9）近年有人将原属兔形目、食虫目等不同目的一些较原始哺乳动物归并为一个新的目称为狸兽目（Anagalida），其化石主要分布于我国及蒙古人民共和国。

（六）有胎盘类主要目的化石代表

有胎盘类各目的化石对于新生代陆相地层的划分与对比有着极大的作用。我国已发现的化石分属于 18 个目。有些目已在前面作了简单介绍，下面则对几个化石类型较多、研究也较多的类别作一简单介绍。

1. 灵长目（Primates）包括两个大的类群，较原始的一类称原猴类，包括近猴、狐猴和眼镜猴三个大类。近猴亚目（Plesiadapidea）全部为化石，主要发现于北美及欧洲的古新统，我国也已发现。狐猴（Lemuroidea）（图 18—114）及眼镜猴（Tarsioidea）两个亚目的代表现代都生活于热带地区，但第三纪时我国亦有眼镜猴类，如卢氏猴（*Lushius*）（图 18—115）和黄河猴（*Huanghonius*）等。近年在南雄发现的石猴（*Petrolemur*）

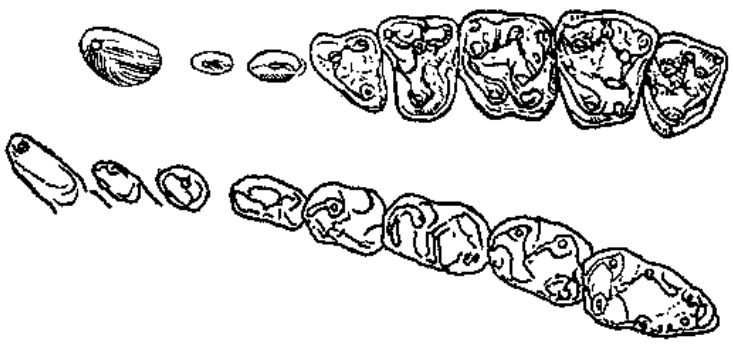


图 18—114　假熊猴（*Notharctus osborni* Granger et Gregory）

上、下齿列，约×2，北美，始新世，属狐猴亚目

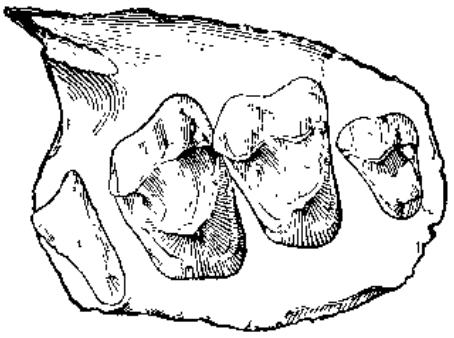


图 18—115　卢氏猴 *Lushius qinlingensis* Chow 右上颌带 P^4—M^3

×3，河南，始新世

是已知最早的狐猴类。另一类则为较高等的猴类及猿类，可分为两个类群，阔鼻亚目(Platyrrhini) 的特征为两个鼻孔间隔厚，鼻孔相隔很远，尾长，姆指与其他指不能对握，具三个前臼齿，为较原始的类型。因其均生活于中、南美洲故又称新大陆猴类，狭鼻亚目 (Catarrhini) 指生活于旧大陆的猴类（图 18—116C）及猿类。它们两个鼻孔间的软骨板薄，两个鼻孔靠近；姆指可与另外的指对握；尾短或无；具两个前臼齿。我国已发现的猴类化石以猕猴 (*Macaca*) 为主，西南地区亦曾发现金丝猴 (*Rhinopithecus*) 的化石。

猿类包括人类，化石数量相对来说并不多，但因关系到人类的进化和起源问题，所以引起人们的极大重视。现生猿类有四个属。长臂猿(*Hylobates*)分布于亚洲热带地区，我国除在南方发现长臂猴化石外，还在江苏泗洪发现中新世长臂猿类醉猿(*Dionysopithecus*)。化石猩猩 (*Pongo* 或 *Simia*) 分布于东南亚热带丛林中，我国南方曾在多处发现其化石，而黑猩猩 (*Pan*)(图 18—116D) 和大猩猩 (*Gorilla*) 则分布于非洲的赤道附近地区。

森林古猿 (*Dryopithecus*)(18—119) 是较常见的古猿化石。拉玛猿 (*Ramapithecus*) 是与森林古猿相当接近的进步的猿类，生活于 1400 万年到 1000 万年前，现在普遍认为它

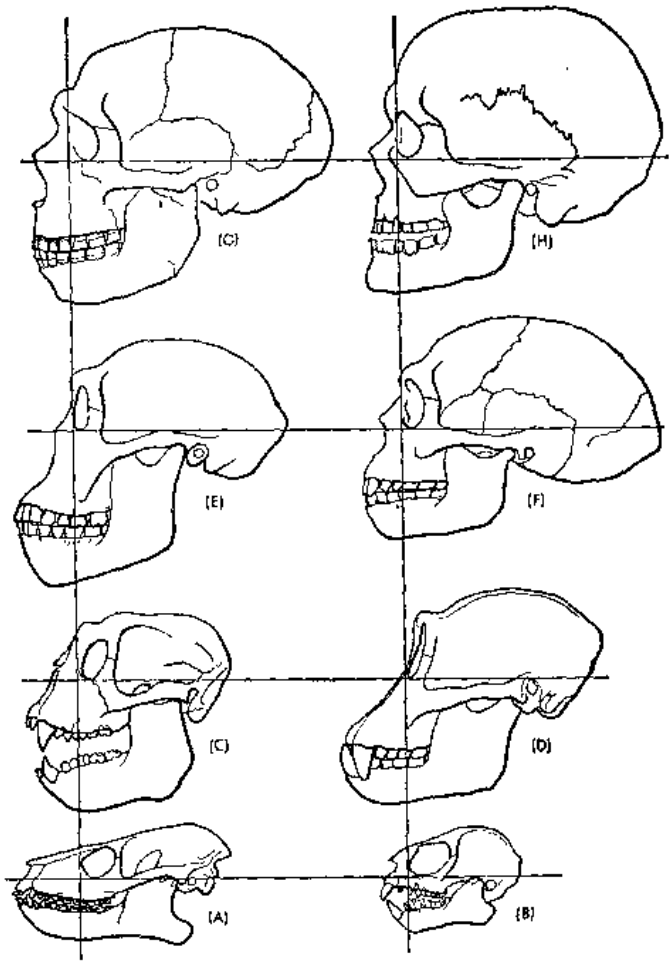


图 17—116 灵长类的头骨；A，B，C 为原大之2/5，其余约1/5

（A）假熊猴 (*Notharctus*)，始新世狐猴；（B）美洲古狐猴 (*Tetonius*)；始新世眼镜猴；（C）中猿 (*Mesopithecus*)，上新世猕猴或旧大陆猴；（D）黑猩猩(*Pan*)，现代；（E）南方古猿 (*Australopithecus*)，非洲更新世类人猿；（F）直立人 (*Homo erectus*)，亚洲原始的更新世人；（G）尼安德特人 (*Homo sapiens neanderthalensis*)；（H）克鲁马努人 (*Homo sapiens sapiens*)

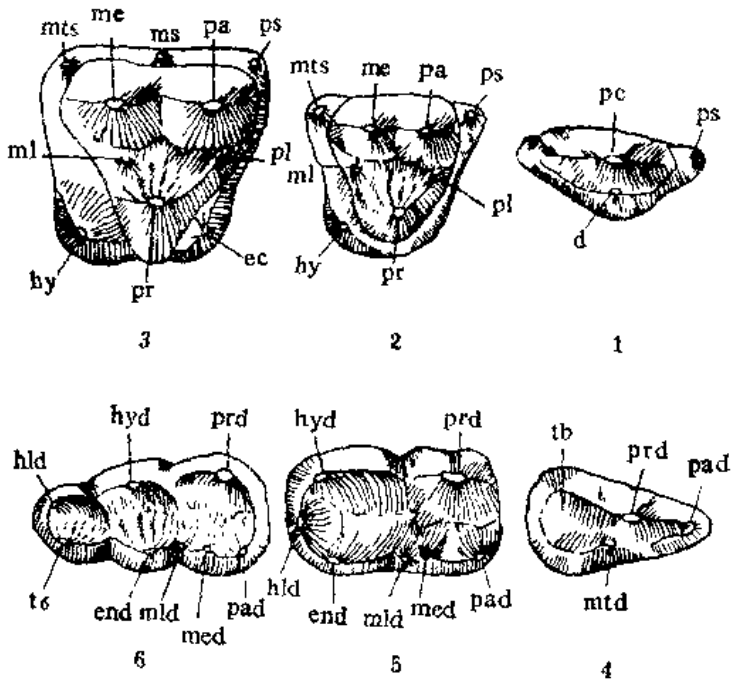


图 18—117 灵长类颊齿模式图

1—上第三前臼齿 P^3；2—上第四前臼齿 P^4，已臼齿化；3—上臼齿；4—下第四前臼齿；
5—下第一或第二臼齿；6—下第三臼齿
d—第二尖；pc—主尖；mld—下后小尖；ec—内尖；tb—根座基；t6—第六尖；其余见附表

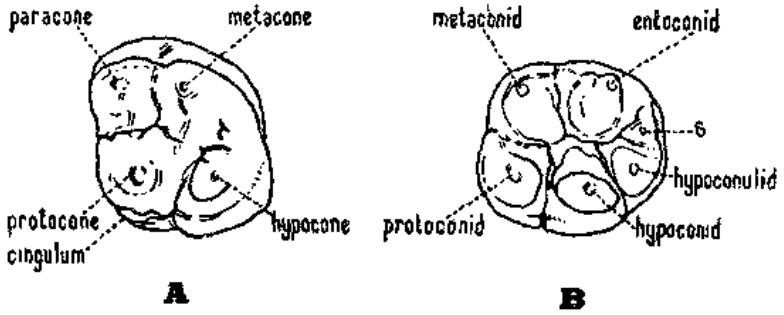


图 18—118 北非现代人齿尖模式图

（A）上第二臼齿 M^2；（B）下第二臼齿 M_2

是人类的远祖。我国云南禄丰及开远均曾发现这类化石（图 18—120）

巨猿（*Gigantopithecus*）是发现于我国南方的巨大猿类化石（图 18—121）它是人类进化过程中的一个旁支。

南猿（*Australopithecus*）是人类进化中稍后阶段（约 500 万年到 100 万年前）的代表（图 18—116E）其中有些已成为进化中的旁支，而与真人同时存在。南猿化石主要发现于非洲南部及东部（图 18—122—124）近年我国南方也有发现，颇值得注意。

直立人（*Homo erectus*）也就是俗称的猿人，他们已经是能直立的人了，生活于 300 万年前到 30 万年前，能制造工具并能用火。早期猿人可以能人（*Homo habilis*）为代表（图 18—125）。但早期猿人能否用火尚无证据各地发现的众多猿人化石，过去常冠以不同

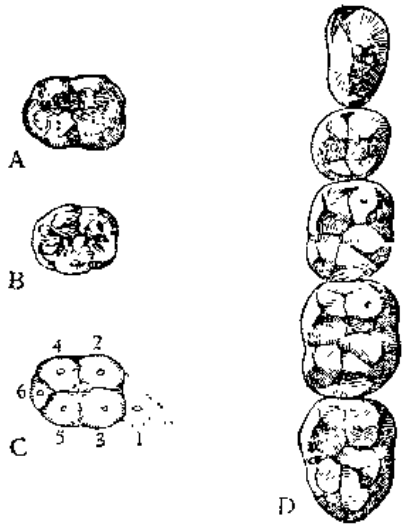


图 18—119 森林古猿及人的下臼齿

A—*Dryopithecus chinjensis*，西瓦立克，中新世；B—人牙；C—人牙模式图，示前尖消失；D—*Dryopithecus katyuanensis* Woo，云南，上新世；1—下前尖；2—下原尖；3—下后尖；4—下次尖；5—下内尖；6—下次小尖

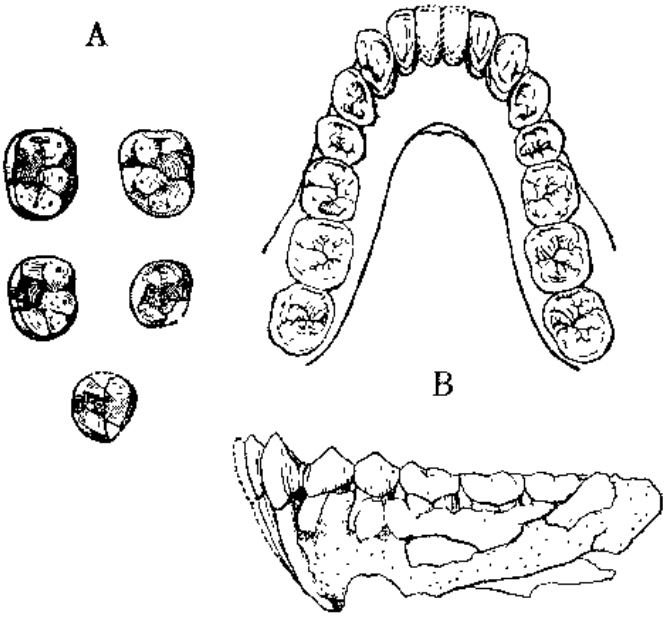


图 18—120 拉玛古猿

A—开远拉玛古猿*Ramapithecus katyuanensis*（Woo）下牙×0.7；B—禄丰玛古猿 *Ramapithecus lufengensis* Xu *et all* 下颌及牙齿×0.7

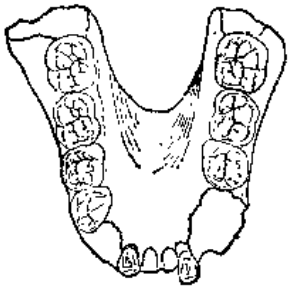


图 18—121 巨猿 *Gigantopithecus blacki* Kaenigswald 下颌骨

×0.45，广西，更新世

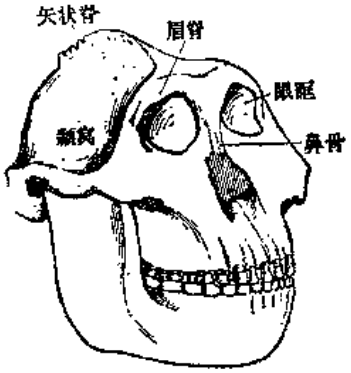


图 18—122 南猿鲍氏种*Australopithecus* (*Zinjanthropus*) *boisei* 复原图

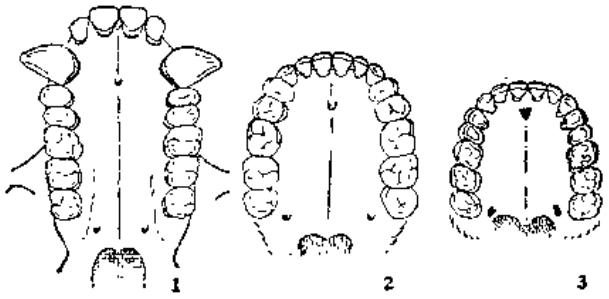
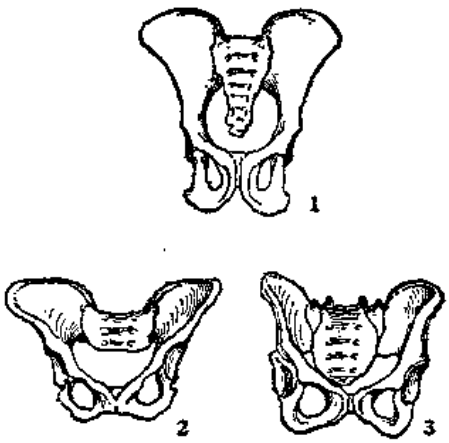


图 18—123 猿与人的上颌和上齿列的比较

1—雄性大猩猩；2—南方古猿；3—现代人



→图 18—124 猿与人的骨盆的比较

1—黑猩猩；2—南方古猿；3—现代人

的属名，现在多认为他们最多是直立人的不同亚种而已。我国已发现的直立人化石有：元谋人、兰田人、北京人（图 18—126、127）等。同时也发现了猿人用火的证据。这时人类制造的工具是一种粗糙的打制石器，器形不规整，其打制技术常因地而异，为研究人类文化起源及发展的重要依据（图 18—128、129）。

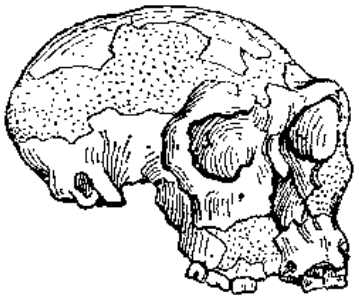


图 18—125　坦桑尼亚奥杜韦峡谷发现的能人头骨

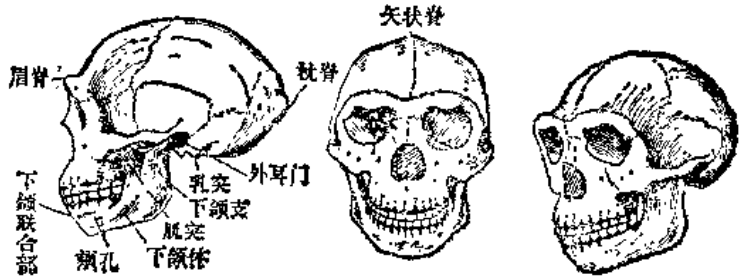


图 8—126　北京猿人复原头骨

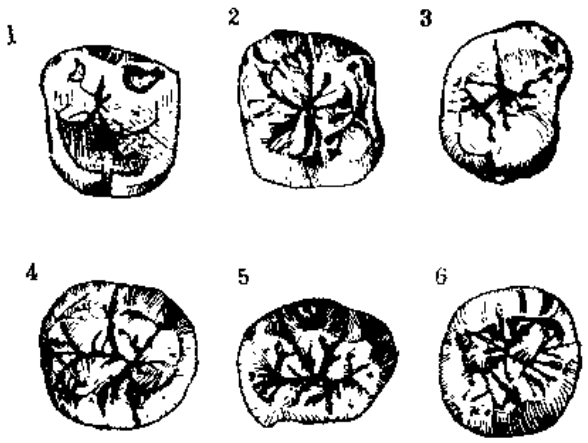


图 18—127　北京猿人牙齿

1—左 M^1，×1.4；2—左 M^2，×1.4；3—右 M^3，×1.4；4—右 M_1，×1.4；5—右 M_2，×1.4；6—左 M_3，×1.4

古人（*Homo sapiens neanderthalensis*）亦称尼安德特人或简称尼人（图 18—116G）我国目前亦称为早期智人阶段。生活于距今 20 万年左右至 5 万年前，其脑量已达现代人水平。虽然仍使用打制石器，但其制作技术已大大提高，器物较规整，器形更加复杂。我国已发现的有马坝人、丁村人（图 18—130、131）、长阳人等。

新人（Homo sapiens sapiens），亦称克鲁马努人或晚期智人（图18—116H），生活于距今五万年前至现代。他们制造的工具包括旧石器时代晚期打制精细的旧石器，器形规整、细致、器形多样，用途上的分工亦明显（图 18—132），除石器外已开始有骨器和角器，甚至已有装饰品及绘画、雕刻等艺术品

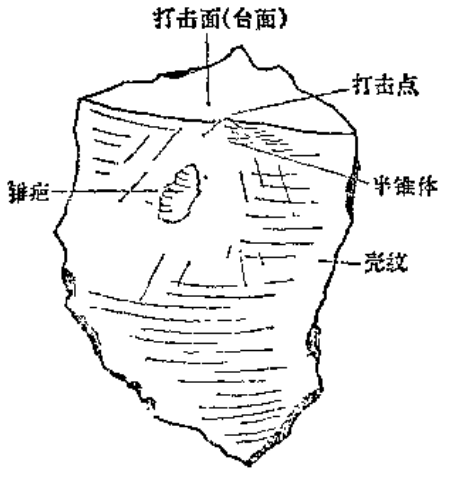


图 18—128　人工打制的石片

图 18—129　北京猿人的石器

1—砍砸器，×1/4；2—尖状器，×1/2；3—刮削器，×1/2

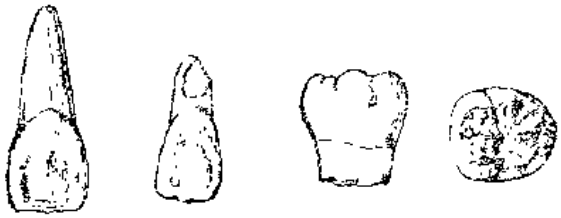


图 18—130　丁村人牙齿

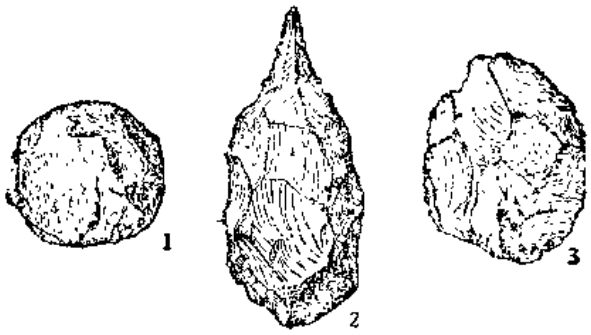
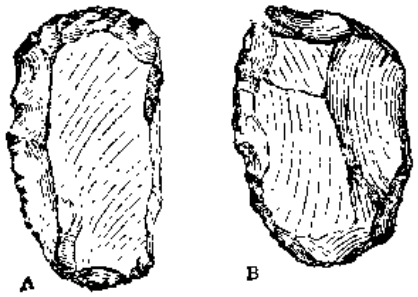


图 18—131　丁村人的石器

1—球状器；2—大三棱尖状器；3—多边砍砸器，约×1/5



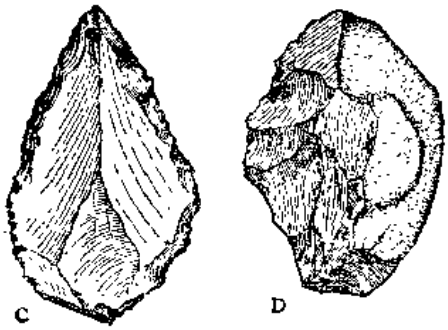


图 18—132　水洞沟文化的石器

A、B—刮削器（×0.6）；C—尖状器（×0.6）；D—砍砸器（×0.3）

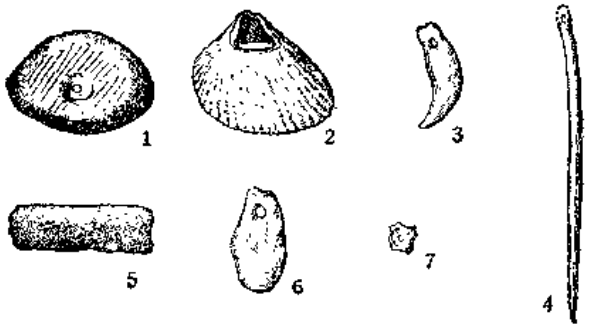


图 18—133　山顶洞人的装饰品及骨器

1—钻孔的砾石，×1/3；2—蚶壳，×1/2；3—穿孔的獾犬齿，×1/2；4—骨针，×4/11；5—骨管，×1/2；6—穿孔的鹿犬齿，×1/2；7—石珠，×1/2

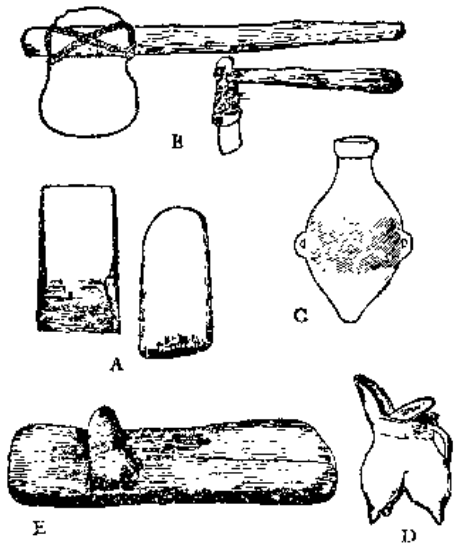


图 18—134　新石器时代工具

A—新石器时代的石器；B—安柄的方法；C、D—陶罐；E—石磨盘

（图 18—133）新人化石与现代人基本上没有区别，大约一万年前左右出现了磨制的新石器（图18—134）。

现代人尽管肤色等区别很大，但彼此通婚可以生出具有生育能力的后代，更足以证明他们属于同一物种（图 18—116）。

2．肉齿目（Creodonta）及食肉目（Carnivora）过去曾被归属于一个目内，近年研究发现尽管他们的习性类似，但却有着极不同的进化历史，而且过去的古食肉类中的熊犬类

和中兽类已被置于踝节目，目前肉齿目中包括了从食虫类转来的三角齿兽类（图 18—109 A）和鬣齿兽类，前一类在我国有化石代表，但也有人不用肉齿目一名而主张建立一个新的目——三角齿兽目，肉齿类的裂齿位置不同于肉食类，多更靠后，一般由上下第一至第三臼齿构成（图 18—135）。

食肉目分为两个亚目，陆上食肉类属于裂脚亚目，海生食肉类属于鳍脚亚目，包括海豹、海狮、海象等。

裂脚食肉类的特征是具有由上第四前臼齿和下第一臼齿发育形成的裂齿(图17—135)，趾端具爪。细齿兽超科（或古猫超科、麦牙西兽超科）是食肉目中最古老的类群，它包括细齿兽科 (Miacidae)，它已由上第四前臼齿及下第一臼齿构成裂齿、它的头骨较低但脑较大，我国安徽、江西、广东古新统中有这一类的化石。犬超科包括犬科 (Canidae)、熊科 (Ursidae)、熊猫科 (Ailuridae)、浣熊科 (Procyonidae) 和鼬科 (Mustelidae)。猫超科包括灵猫科 (Viverridae)、鬣狗科 (Hyaenidae) 和猫科 (Felidae)。这两个超科的划分是根据其中耳听囊的构造确定的，它们的形态及牙齿分化的彼此十分不同（图 18—137—138)。熊、熊猫（图 18—136）由于食性的改变，使其牙齿已失去切割作用。食肉类对环境的高度适应使其能得到发展，而且再也没有另外的陆上哺乳动物能够与它竞争，只有在食肉类完全不存在的澳洲，才有肉食性的有袋类占居这一生态环境。

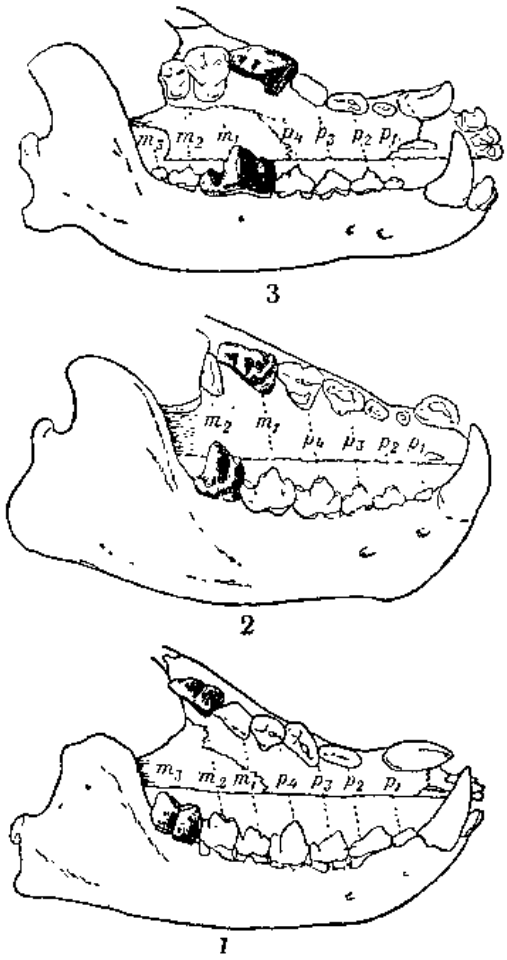


图 18—135　肉齿类及食肉类裂齿演化的不同方式
1—鬣齿兽 (*Hyaenodon*)，M^2/M_3，晚始新世和渐新世；2—牛鬣兽 (*Oxyaena*)，M^1/M_2，早始新世；3—狼 (*Canis Lupus*)，P^4/M_1，现代；有黑阴影者为裂齿

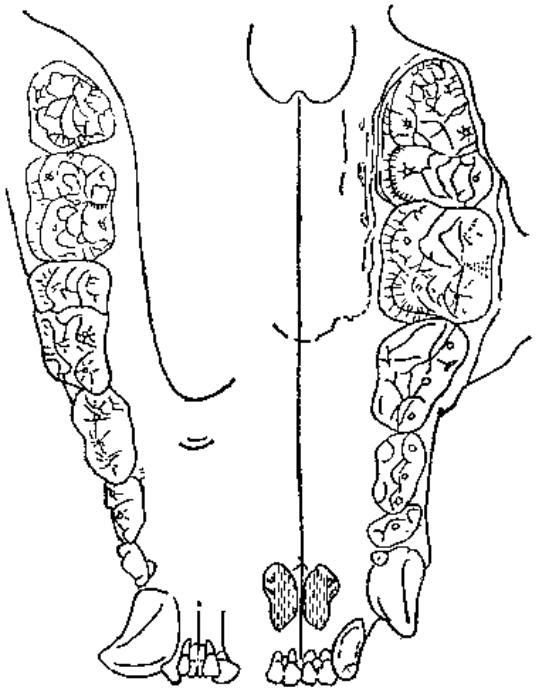


图 18—136　大熊猫 (*Ailurupoda* sp.) 右上颌骨（左）及左下颌骨（右）；示意图；华南，中晚更新世

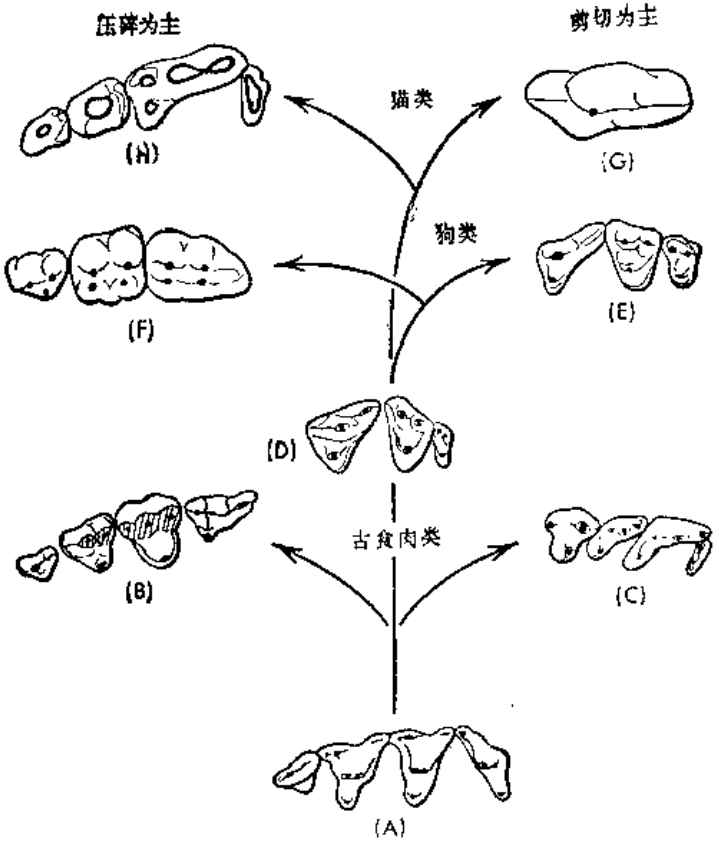


图 18—137　食肉类牙齿

食肉类左上前臼齿和臼齿的颊面视，示进化方向，以及压碎和切割动作之趋于显著。大小不按比例。A—三角齿兽（*Deltatherium*），白垩纪原始古食肉类(？)，第四前臼齿和三个臼齿；B—父猫（*Patriofelis*），始新世牛鬣兽，第二—第四前臼齿和第一臼齿；C—新鬣兽（*Dissopsalis*），上新世鬣齿兽，第四前臼齿和三个臼齿；D—古狐兽（*Vulpavus*），始新世古猫类，第四前臼齿和二个臼齿；E—黄昏犬（*Hesperocyon*），渐新世狗，第四前臼齿和二个臼齿；F—熊兽（*Arctotherium*），更新世熊，第四前臼齿和二个臼齿；G—美洲剑齿虎（*Smilodon*），更新世剑齿虎，第四前臼齿和第一臼齿；H—鬣狗（*Hyaena*），上新世鬣狗，最后三个前臼齿和第一臼齿

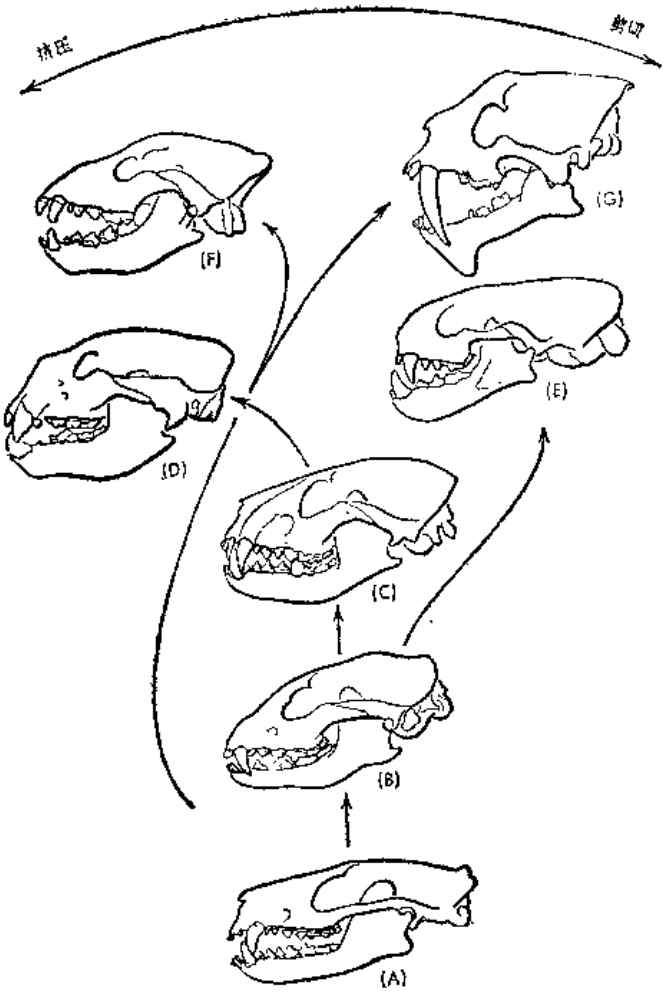


图 18—138　食肉类头骨

显示进化方向和在后期类型中颊齿压碎或切割动作的显著情况。大小不按比例；A—古狐兽（*Vulpavus*），始新世古猫兽；B—黄昏犬（*Hesperocyon*），渐新世狗；C—新鲁兽（*Cyrodesmus*），中新世狗；D—熊齿兽（*Arctodus*），更新世熊；E—鼬（*Mustela*），更新世伶鼬；F—鬣狗（*Hyaena*），上新世鬣狗；G—古剑虎（*Hoplophoneus*），渐新世剑齿虎

3．奇蹄类（Perrisodactyla）是早第三纪最常见的和在种类及数量上均较多的哺乳动物之一，但现代它们的种类及数量已大为减少，实际是正趋向绝灭中的一个目。

奇蹄类的前后脚均只有三个（或一个）趾起作用，或更准确地说是脚的中轴线通过中趾（图 18—155）。后足踝部的距骨只有一个滑车面（图 18—139）。牙齿为脊型或脊瘤型（图 18—142）。目前将奇蹄目分为三个亚目：马形亚目（Hippomorpha）包括马超科（Equoidea）和雷兽超科（Brontotherioidea），爪兽亚目（Ancylopoda）只包括爪兽超科（Chalicotherioidae），爪兽类有时也称爪蹄类，因为它的牙齿与雷兽近似（图 18—143D），但趾端无蹄而具爪（图 18—144）。我国第三纪有爪兽类化石，如裂爪兽（*Schizo-*

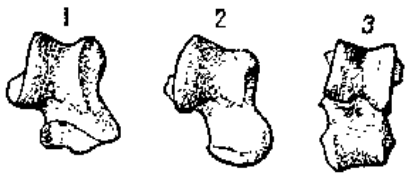


图 18—139　始新世有蹄类的距骨

1—奇蹄目的犀类（*Heptodon*）；2—踝节目的原蹄兽（*Phenacodus*）；3—偶蹄目的全齿猪（*Homacodon*）

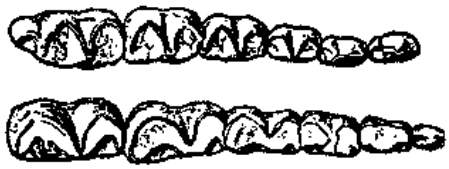


图 18—141　奇蹄类左下齿列

上—湖马（*Limnohyops*），×1/3；下—石爪兽（*Moropus*），×1/4

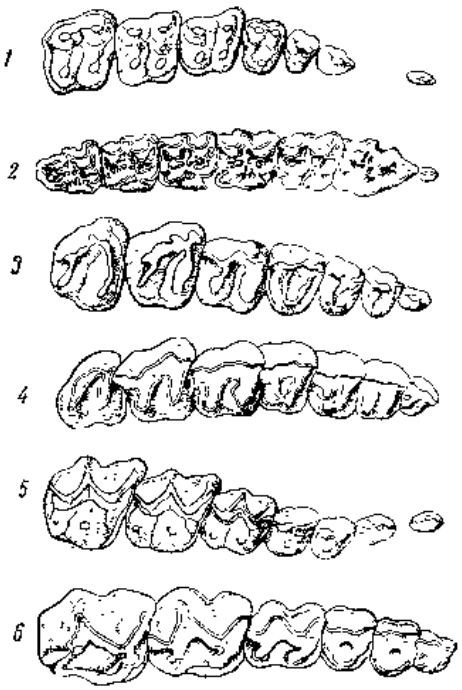


图 17—140　奇蹄类的右上齿列

1—始马（*Hyracotherium*），×4/5；2—马（*Equus ecidentalis*），更新世，×2/5；3—蹄猴（*Hyrachyus*），×2/3；4—新脚犀（*Cacnopus*），×1/3；5—古雷兽（*Palaeosyops*），6—石爪兽（*Noropus*），×1/4

图 18—142　有蹄类上白齿的不同类型，上列为牙齿之形状，下列为简化的齿型图

1—瘤型（始马 *Hyracotherium*）；2—月型（原角鹿 *Protoceras*）；3—脊型（犀牛 *Rhinoceras*）；4—瘤月型（古雷兽 *Palaeosyops*）；5—脊瘤型（貘 *Tapirus*）；6—脊月型（安琪马 *Anchitherium*）

therium)。第三个亚目为角形亚目（Ceratomorpha），包括貘超科（Tapiroidea）和犀超科（Rhinocerotoidea）。貘类是一个以小动物为主的类群，牙齿脊型（图 18—143 C），只有我国第四纪的一种巨貘（*Megatapirus*）个体较大。

马类一直是古生物学家所偏爱的，因为根据北美马类化石的研究，可以把马类的谱系清楚的列出。从始马（*Hyracotherium*）经山马（*Orohippus*）间马（*Mesohippus*）、中新马（*Miohippus*）、草原古马（*Merychippus*）、上新马（*Pliohippus*）到真马（*Equus*）

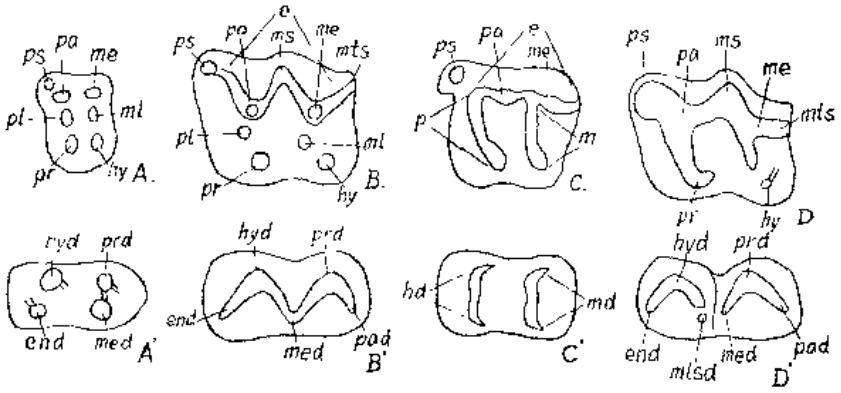


图 18—143　几种奇蹄类的臼齿结构

A—始马（*Hyracotherium*）；B—雷兽（*Brontops*）；C—貘（*Tapirus*）；D—爪兽（*Chalicotherium*）
A，B，C，D—为左上臼齿；A′B′C′D′—为左下臼齿

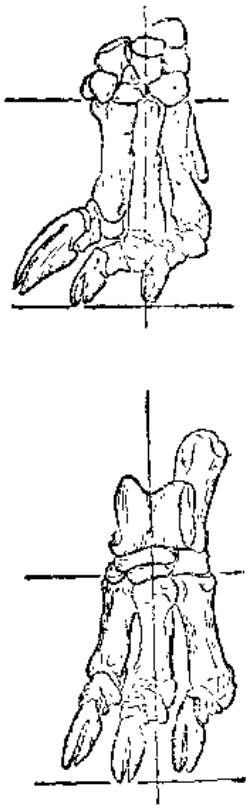


图 18—144　爪兽的前后脚
上—前脚；下—后脚

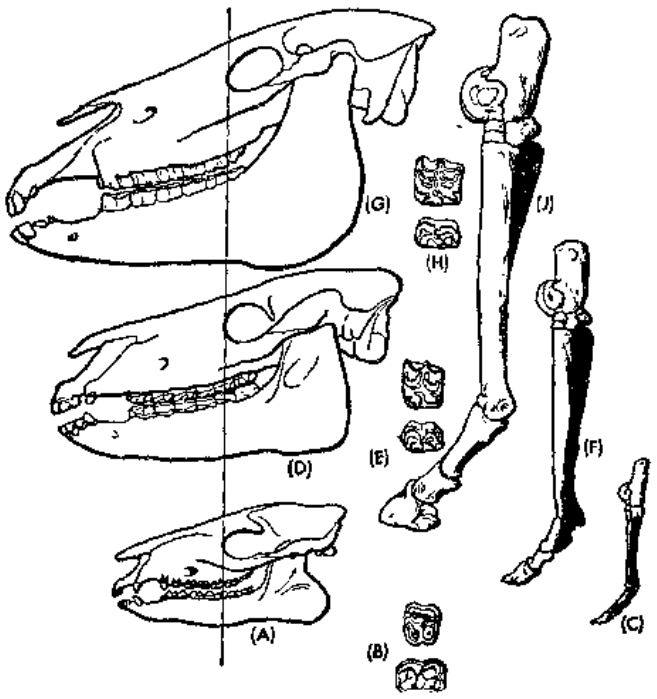


图　18—145　马类头骨、颌骨、牙齿和脚在进化中的三个阶段
A，B，C—始马（*Hyracotherium*），一种原始的始新世马类；D—副马（*Parahippus*），中新世马类；E，F—草原古马（*Merychippus*），晚中新世马类；G，H，J—真马（*Equus*），更新世和现代马类；图中显示马类进化中头骨面部或眼前部的进一步伸长，头骨和下颌骨随着颊齿的增高而加深；臼齿冠面的进一步复杂化，侧趾逐渐退化
D，G×1/10；A，C，F，J 约×1/5；B 约×2/5；E，H约×1/5

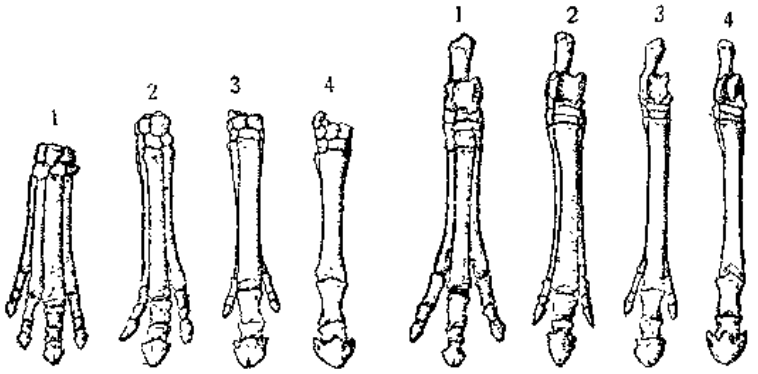


图 18—146　马的肢骨演化　左方为前肢　右方为后肢

1—*Hyracotherium*（始马）；2—*Miohippus*（中新马）；3—*Merychippus*（草原古马）；4—*Equus*（马）

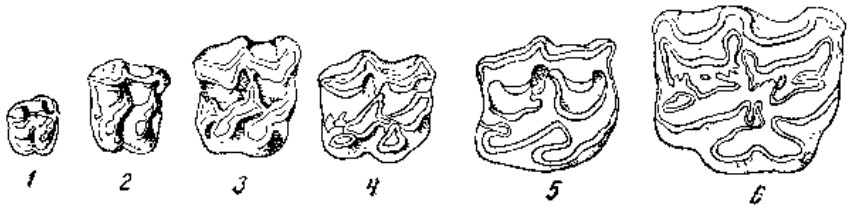


图 18—147　各种马类的右上臼齿，示其珐琅质褶皱的日益复杂化

1—始马 *Hyracotherium*（早始新世）；2—间马 *Mesohippus*（渐新世）；3—副马 *Parahippus*（早中新世）；4—草原古马 *Merychippus*（晚中新世）；5—上新马 *Pliohippus*（上新世）；6—真马 *Equus complicatus*（更新世）

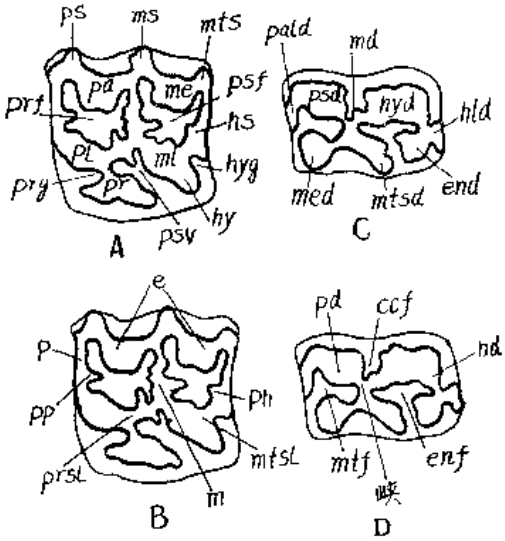


图 18—148　马类颊齿结构图

A，B，左上臼齿；C，D，右下臼齿；（由于构造复杂，所以分别注于两个相同的牙齿上，以求清晰，简字说明同前）

图 18—149　李氏三趾马（*Hipparion richthofeni*）华北上新世，上—上臼齿；下—下臼齿，嚼面观约 1/2

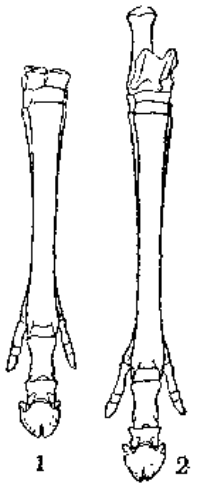


图 18—150　三趾马（*Hipparion*）上新世

1—前肢；2—后肢；约 × 1/11

显示出马的进化历程（图 18—145，116）。主要可归纳为以下几点：1.身体增大；2.腿和掌（瞠）、趾的长度增加；3.侧趾退化，中趾加强；4.背部伸直；5.门齿变宽，犬齿退化；6.前臼齿臼齿化；7.颊齿齿冠变高、珐琅质褶皱复杂化（图 18—147、18—148）；8.下颌和头骨加深以容纳高冠的颊齿；9.眼眶前的脸部加长；10.脑增大，变复杂化。从山马到上新马均为只具三趾的马类。我国常见的三趾马则为马类进化中的一个旁支，是从草原古马发展来的。三趾马（*Hipparion*）（图 18—149，150）和真马常作为划分第三纪及第四纪地层界线的标准。在我国更新世早期却有着两者同时存在的情况，早更新世有长鼻三趾马（*Proboscidiparion*）（图 18—151）。

雷兽类是早第三纪巨大的哺乳动物，当时极为繁盛，生存于北半球。最早出现于早始新世，当时个体较小，但始新世中期以后渐趋庞大，颊齿低冠，为脊瘤型，上臼齿外侧具

图 18—151　长鼻三趾马（*Proboscidiparion sinense* Sefve），×4/5　华北、早更新世

“W”型外脊，内侧为瘤型的原尖和次尖（图18—143），头部有由额骨突起而形成的角状物。到渐新世中期绝灭。我国内蒙是雷兽化石最丰富的地区之一，如大角雷兽（*Embolotherium*）等，云南、贵州早第三纪地层中亦有相当数量的雷兽化石。

犀类牙齿脊型(图 18—152)。早期类型头上无角，中新世后期多数犀类头上生有由角质形成的角，这种角不能形成化石，只是相应地在鼻骨和额骨着生角的部位有粗糙状隆起，据此可以判断角的直径大小，以及该犀类具一个还是两个角及其着生的确切位置。

所有犀类基本上是腿短、体粗壮的类型，但其中有两类较为特殊，一类可以早第三纪的巨犀（*Indricotherium*）为代表，巨犀，高约 5 米，长腿、长颈，是地史上最大的陆生哺乳动物（图18—153）。巨犀类最早出现于我国始新世早期，至中新世初期即全部绝灭。另一类以板齿犀（*Elasmotherium*）为代表，板齿犀生活于第四纪，个体巨大，额部生有一个大角，牙齿高冠，方柱状，其珐琅质褶皱极为强烈（图 18—154），我国华北更新世曾有板齿犀

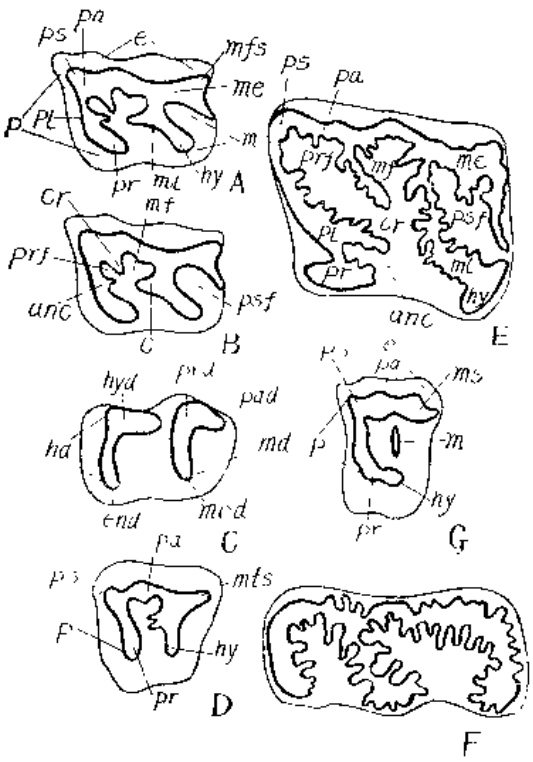


图 18—152　犀类牙齿结构图

A，B—犀类之左上臼齿（因名词多，为求清晰，分两处注解）；C—犀类之左下臼齿；D—犀类之左上前臼齿（P_4）；E—板齿犀（*Elasmotherium*）之左上臼齿；F—板齿犀（*Elasmotherium*）之右下臼齿；G—巨犀（*Indricotherium*）之左上前臼齿（P^4）

类生活，上新世早期有一种中华板齿犀（*Sinotherium*），据其牙齿形态，可以认为接近于板齿犀类的祖先（图 18—154）。

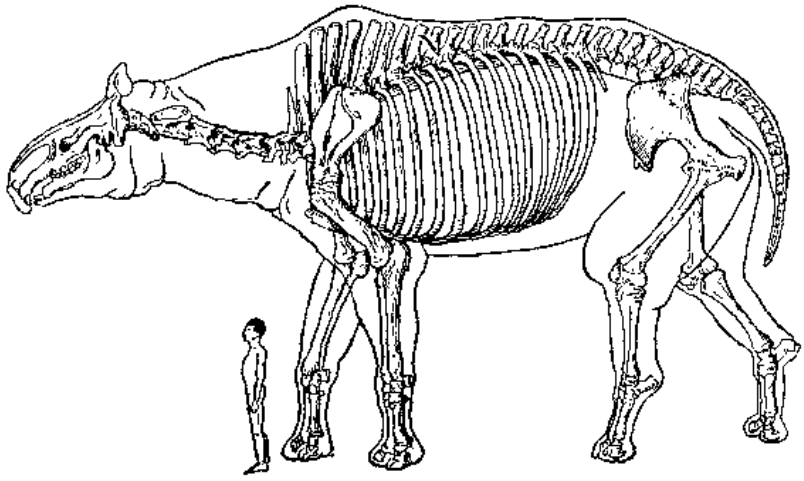


图 18—153　巨犀（*Indricotherium*）的骨架与人身高之比较

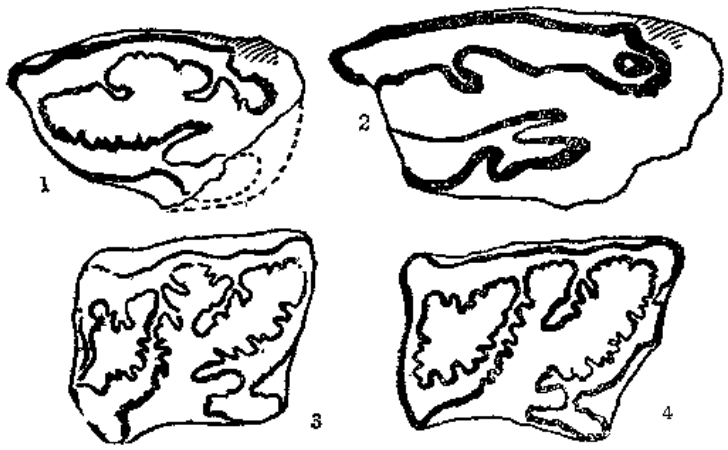


图 18—154　板齿犀牙齿示意图

1—拉氏中华板齿犀 *Sinotherium lagrelii* Ringström，M^3，×1/3，山西保德，上新世；2—简单中华板齿犀 *Sinotherium simplum* Chow，M^3，×2/5，山西保德，上新世；3—意外板齿犀 *Elasmotherium inexpectatus* Chow，M^3，×2/5，山西，更新世；4—裴氏板齿犀 *Elasmotherium peii* Chow，M^2，×2/5，山西平陆，更新世

4．偶蹄类（Artiodactyla）　是现在正处于繁盛期的哺乳动物之一。其主要特征是脚的中轴通过第三和第四趾之间，也就是以三、四两趾支持身体重量（图 18—155），踝部的距骨有两个滑车面（图 18—139）。在进步的偶蹄类如鹿类及牛类中与第三、四趾相对应的掌骨和距骨常愈合为“炮骨”（图 18—156），其牙齿分别为瘤型和月型（图 18—157）。由于偶蹄类的组成极为庞杂，其牙齿、骨骼及内脏器官有极大的差别，加上有大量绝灭的种类，因此分类也较为复杂，一般可以分为不反刍类和反刍类两大类。在不反刍类中包括古齿类（Palaeodonta）或称原始偶蹄类、猪形类（Suina）和弯齿类（Ancodonta）共三类。弯齿类中的两大类动物——新兽类和岳齿兽类分别存在于欧洲及北美。古齿类和猪形类分布较广泛，在我国均有化石代表，它们的牙齿一般具丘形齿尖，如利齿猪（*Listriodon*）是中新世较常见的偶蹄类。而在较进步的石炭兽类中则趋向月型齿发展，我国老第三纪地层中有

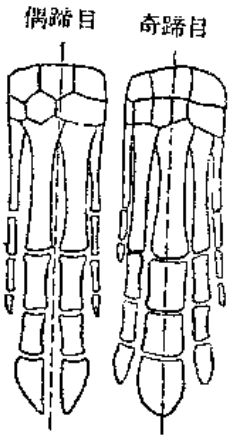


图 18—155 奇蹄目及偶蹄目之后肢，奇蹄目肢轴通过第 3 趾、偶蹄目肢轴通过第 3 、 4 趾间

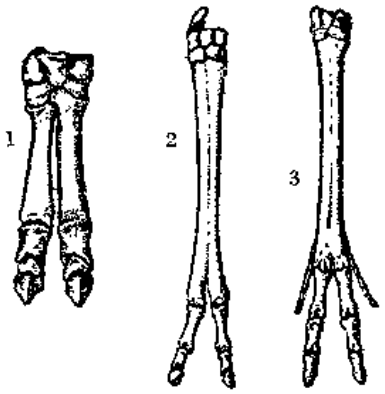


图 18—156 炮骨

1—猪形类 *Dinohyus*，早中新世，炮骨未形成；2—骆驼类 *Procamelus*，上新世，炮骨已形成，但远端尚未完全愈合；3—鹿类 *Parablastomeryx*，上新世，炮骨已形成，且完全愈合为一整体

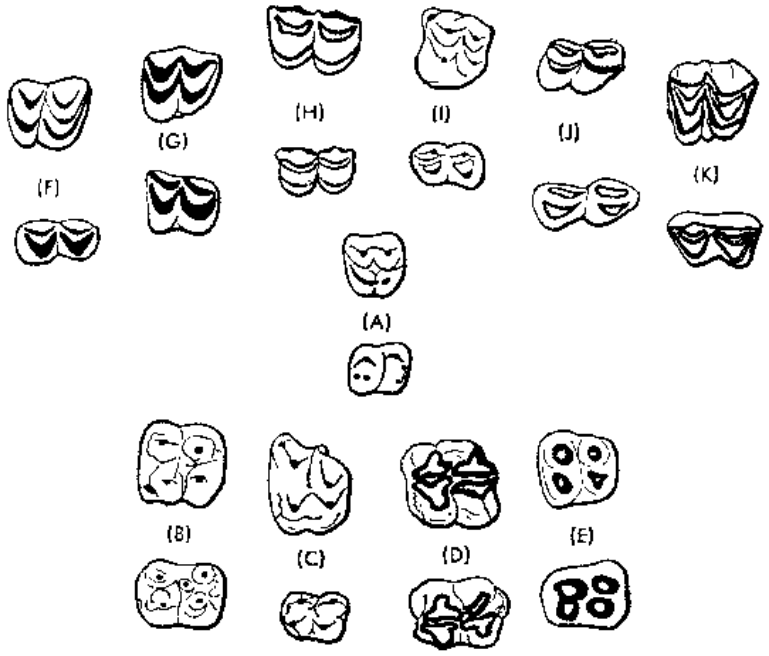


图 18—157

偶蹄类左上和右下臼齿的齿冠面观，不按比例。（A）古偶蹄兽（*Diacodexis*），始新世双锤兽，是一类原始的偶蹄类；(B) 中新世古猪（*Palaeochoerus*），中新世猪；（C）七尖猪（*Heptacodon*），渐新世石炭兽；(D) 河马（*Hippopotamus*），更新世河马；（E）恐颌猪（*Dinohyus*），中新世巨猪；（F）新兽（*Cainotherium*），渐新世新兽；（G）真岳齿兽（*Merycoidodon*），渐新世岳齿狐；（H）中新驼（*Oxydactylus*），中新世骆驼；（I）古鼷鹿（*Archaemeryx*），始新世异鼷鹿；（J）美洲鹿（*Odocoileus*），更新世鹿；（H）楔羚（*Selenoportax*），上新世羚羊。古偶蹄类的牙齿（A）接近于较特化的有蹄类的各种牙齿起源的中心类型。大多数猪类的牙齿均为丘形齿，具有低锥形的齿尖，或丘月形齿，具有低的楔形齿尖，这种牙齿列于本图的下排。某些猪类和骆驼类以及反刍类的牙齿是月形齿，有很发达的楔形齿尖，这种牙齿列于图的上排

石炭兽类化石。

骆驼类（Tylopoda）也是反刍动物，但因为它有独特的进化历史，可以与其他反刍类明显分开。骆驼类具月型齿、齿冠高，已初步形成炮骨（图18—156），但其下端仍是分开

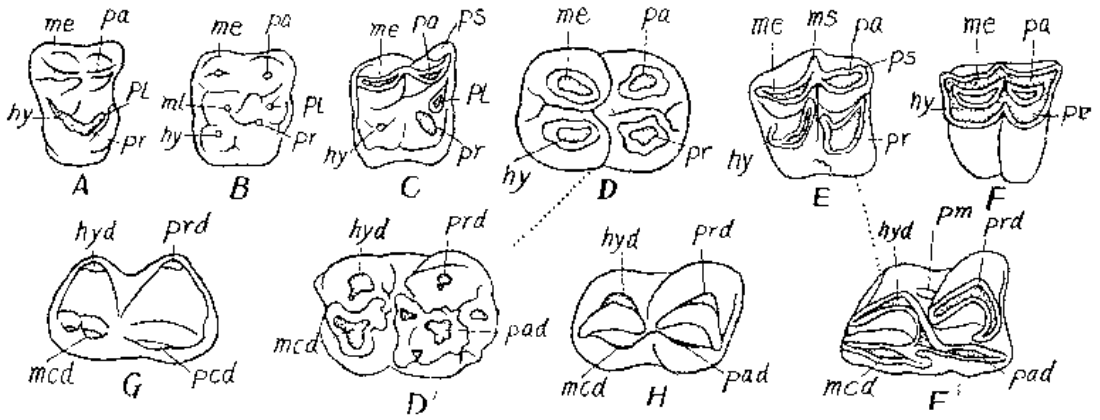


图 18—158 偶蹄类之臼齿构造

A—古偶蹄兽 (*Diacodexis*)；B—双锥兽 (*Dichobune*)；C—石炭兽 (*Anthracotherium*)；D，D′—巨猪 (*Microstonyx*)；E，E′—双叉鹿 (*Dicrocerus*)；F—鹿羚 (*Tragocerus*)；G—无防兽 (*Anoplotherium*)；H—古麝鹿 (*Archaeomeryx*)；简字同前；A，B，C，D，E，F—为右上臼齿；D′，E′，G，H—为左下臼齿

的。由于适应沙漠生活而有许多特化的现象，我国华北有巨副驼 (*Paracamelus gigas*)。如果把骆驼类分出，则偶蹄类可分为不反刍类和骆驼类、反刍类共三个大类，而后两类是反刍的。

反刍类 (Ruminantia) 包括鼷鹿类、鹿类、长颈鹿类及牛类。它们均具有月型齿。鼷鹿类和原始的鹿类均为小型无角的动物。鹿类雄性者具角，每年脱换。鹿角生于头顶额骨的角柄上，底部为一圆形角盘。鹿角的第一分支向前方分叉名眉枝。各种鹿类角的变化很多，进步的鹿类随年龄的不同而角的分叉也增多 (图 18—159)。因此鹿角的特征是鉴定鹿类化石的重要依据。长颈鹿类的早期代表并未形成长颈和长腿，而且早期代表角还很明显，只是到后期才发展为具不脱换的短角 (图 18—160B)、长腿、长颈、体形高大的长颈鹿。因此化石长颈鹿常是有角的。我国上新世有河南兽 (*Honanotherium*)，为一种个体较小的进步骆驼类。

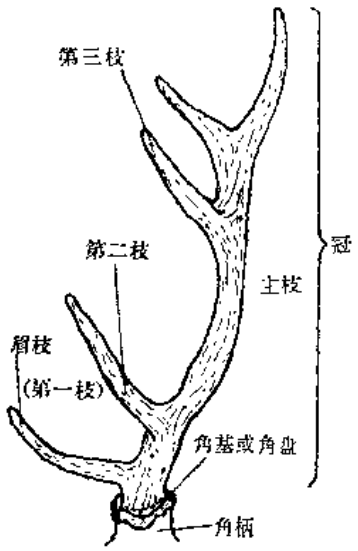


图 18—159 鹿角结构图

牛类包括各种羚羊、羊和牛类，它们均具角，这种角是在额骨的骨质角心上覆盖一层坚硬的角质鞘而形成的。这种角是不能脱换的（只有北美的叉角羊角鞘逐年脱落)，角心及鞘均逐年增大，但只有角心能保存为化石。这种角名为洞角或空角、虚角 (图18—160A)，它不同于鹿类的骨质实角 (图18—160C)，也不同于完全由角质物

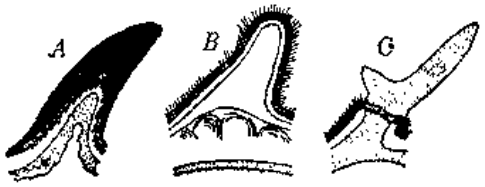


图 18—160 角的模式图

A—牛 (洞角、虚角)；B—长颈鹿；C—鹿 (骨角、实角)

形成而不具角心的犀角。因此也有人推测如雷兽的角也可能是外面复有角质物的。牛类是现代极为繁盛的动物，它们的角是鉴定化石种类的重要依据（图 18—164）。

5．长鼻类（Proboscidea）属于广义的有蹄类，但它们的起源不同于其他有蹄类。长鼻类的最早代表发现于埃及法乌姆地区的晚始新世地层，名为始祖象（*Moeritherium*），体

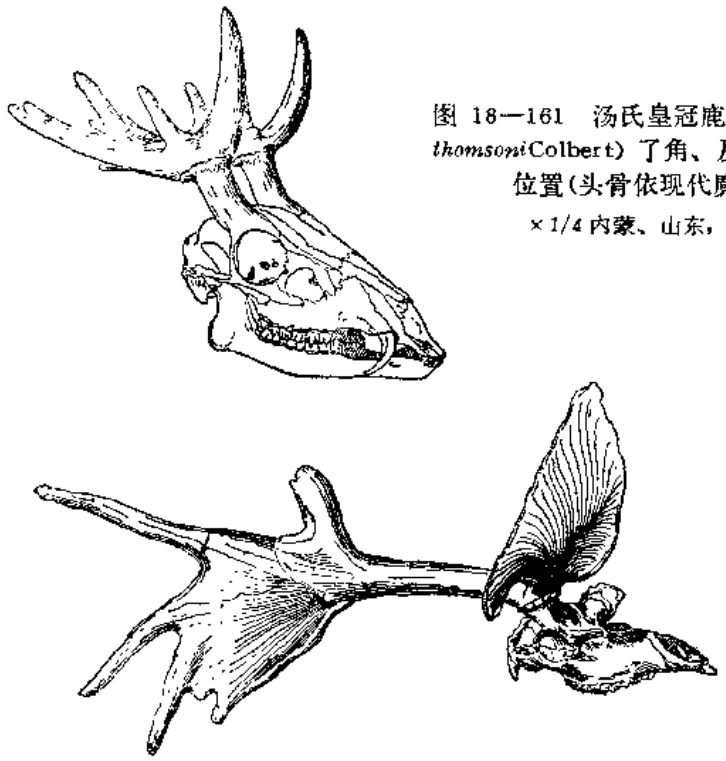


图 18—161　汤氏皇冠鹿（*Stephanocemas thomsoni* Colbert）了角、及其在头骨上的位置（头骨依现代麋补给）
×1/4 内蒙、山东，中新世

图 18—162　肿骨鹿 *Megaloceros*（*Sinomegaceros*）*pachyosteus* Young
×1/20，华北、西北，中更新世

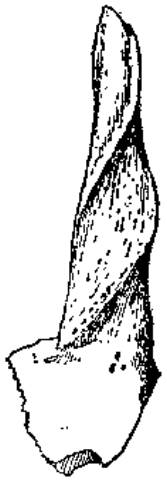


图 18—163　裴氏转角羚羊（*Spirocerus peii* Young）左角心
约×1/4.5，华北、东北，更新世

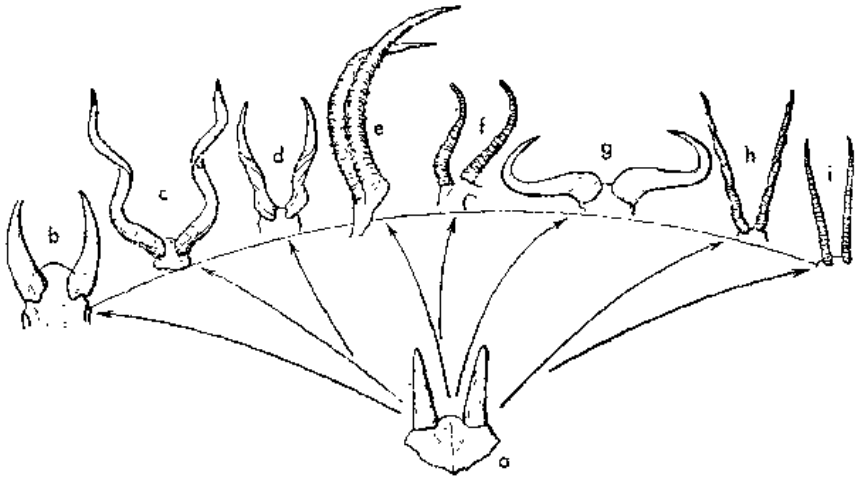


图 18—164　某些现代羚羊的角在形状上的适应辐射。不按比例

a—始羚（*Eotragus*），一种原始的中新世牛类，代表晚期牛类演化过程中的祖先类型；b—兰牛羚（*Boselaphus*）印度大羚羊；c—拉角羚（*Strepsiceros*）；d—大角斑羚（*Taurotragus*）；e—弯角羚（*Hippotragus*）；f—水羚（*Kobus*）；g—角马（*Connochaetes*）；h—印度羚（*Antilope*），黑羚羊；i—大羚羊（*Oryx*）；印度大羚羊和黑羚羊生在印度，其余均生在非洲

形大小与猪相似，腿较粗状，脚宽阔，趾端有扁平的蹄。头骨伸长，臼齿脊形，门齿开始增大。根据外鼻孔的开口位置推测，始祖象还没有长出细长的鼻子。

长鼻目可以分为两个大类，一种是生存于旧大陆中新世到更新世的以单一的属为代表的恐象（*Dinotherium*）类。它们的上颌无长的象牙，下颌具一对从下颌的前端向下弯曲的象牙，而其颊齿不同于其他长鼻类是整个齿列均排列在上、下颌上（图 18—165B）。

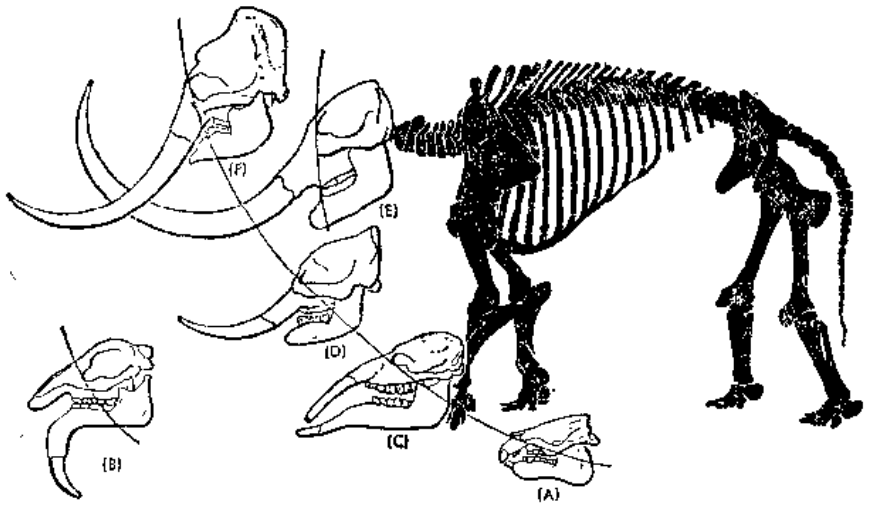


图 18—165 长鼻类

乳齿象的骨骼约 3 米高；A—始祖象（*Moeritherium*），始新世晚期和渐新世早期的始祖象；B—恐象（*Dinotherium*），新生代中期的恐象；C—锯齿象（*Serridentinus*），中新世乳齿象；D—脊齿乳齿象（*Stegomastodon*），更新世乳齿象；E—美洲乳齿象（*Masstodon americanus*），更新世美洲乳齿象；F—副象（*Parelephas*），更新世猛犸象。线条表示从始祖象，经过早期的乳齿象到晚期特化的乳齿象的广义上的亲缘关系。象是由进步的乳齿象类起源的。恐象类在整个历史中均与其他长鼻类相隔离。大小比例近相同

其余的长鼻类又可以分为三个大类即长颌乳齿象、短颌乳齿象和真象类。长颌乳齿象可以嵌齿象（*Gomphotherium*）又称三棱齿象（*Trilophodon*）为代表。它们头骨高，鼻骨向后退缩；上、下颌伸长，各生有一对由第二门齿发育成的大象牙；颊齿低冠具三排横脊（最后一个臼齿可以稍多）。乳齿象类的颊齿上的横脊是由若干具钝圆形齿尖的圆锥体（齿柱）组成的。最应注意的是，乳齿象类早期代表仍是整个恒齿齿列同时排列在颌骨上，而进步的乳齿象类及真象类的颊齿却是一个接一个地替换生长，也就是当第一臼齿正在使用时，第二臼齿在后面的齿槽中开始长出，而第三臼齿还未萌出，后面的颊齿向前生长，将前面的颊齿逐渐推向颌的前端逐步磨蚀脱落。长颌乳齿象中一种很特殊的种类就是我国北部早第三纪生存过的铲齿象（*Platybelodon*），其下门齿宽扁，自颌部水平向前伸出，形成铲状。晚期某些长颌乳齿象下颌的象牙退化甚至消失，下颌缩短。

短颌乳齿象的下颌没有大象牙，它们在美洲可以一直生活到全新世。我国有轭齿象（*Zygolophodon*）化石。

真象类化石在新第三纪晚期及第四纪最为常见。脊棱象（*Stegolophodon*）颊齿具三排横脊、低冠，下颌门齿仍有残留，可看作乳齿象到真象类的过渡类型。稍后出现了剑齿象（*Stegodon*），它的颊齿低冠，横脊数目增加，与乳齿象不同的是在横脊顶部具许多大小不等的小乳突，而其余部分的釉质层是联在一起的，磨蚀后可见釉质层围成长圆形围脊，内部齿质层凹入，而齿脊间的齿谷部分有垩质物充填。最后出现的为非洲象（*Loxodon*）和

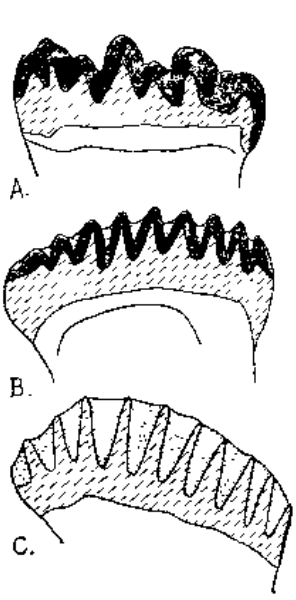


图 18—166 象类臼齿之切面，示釉质层（黑色），齿质（虚线）及白垩质（点）三者之关系

A—乳齿象类；B—剑齿象类；C—真象类

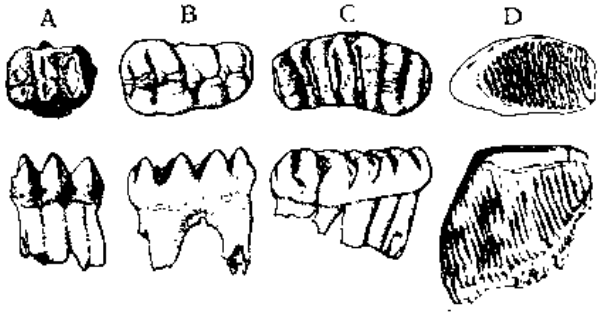


图 18—167 象类臼齿之嚼面及侧视

A—美洲乳齿象（*Mammut*）；×1/12.5；B—四棱齿象（*Tetralophodon*）；×1/7.5；C—剑齿象（*Stegodon*）；×1/7.5；D—猛犸象（*Mammuthus primigenius*），×1/15

印度象（*Elephas*）的祖先类型，如纳玛象（*Palaeoloxodon*）和猛犸象（*Mammuthus*）或原脊象（*Archidiscodon*），它们齿板数目增加，垩质层增多。

6．貘兽目（*Anagalida*） 是近年新建立的目。它的成员原来分别归属于食虫目和兔形目中的原始类型，主要分布于亚洲，我国发现化石很多，主要是中晚古新世的种类。目前有强棱齿兽科（*Zalambdalestidae*）、貘兽科（*Anagalidae*）、假古猬科（*Pseudictopidae*）、宽臼兽科（*Eurymylidae*）（图 18—168）和模鼠兔科（Mimotonidae）（图 18—169）等五个科。最早见于白垩纪，古新世种类繁多，至渐新世初期绝灭。

貘兽为一些小型动物，其骨胳与兔形类或啮齿类近似。颊齿单侧高冠，但冠面釉质层极薄，后部前臼齿一般已臼齿化，下臼齿三角座前后压缩。

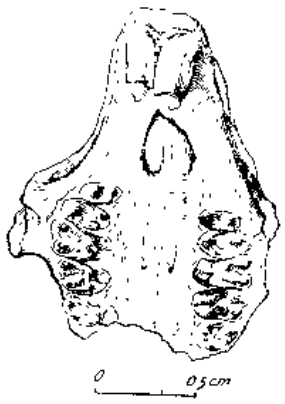


图 18—168 东方晓鼠 *Heosmys orientalis* Li 头骨前部，腭面视

图 18—169 安徽模鼠兔 *Mimotona wana* Li 牙齿冠面视

上—左上颌骨，具 P^3—M^3；下—左下颌骨，具 I—M_3

7．全齿目（Pantodonta）和恐角目（Dinocerata）是在我国发现较多的第三纪大型有蹄类。有人将这两个目归属为钝脚目（Amblypoda）的两个亚目。最近有人提出将裂齿类（Tillodonta）归属为全齿目的一个亚目，而恐角目仍为独立的目。这样全齿目共包括

踱行亚目（Taligrada）、冠齿亚目（Coryphodontia）和裂齿亚目（Tillodontia）。阶齿兽（*Bemalambda*）发现于我国南方古新世地层（图 18—170～172）。冠齿兽（Coryphodon）广泛发现于欧洲、北美洲及我国始新世早期地层（图 18—174）。

恐角目的牙齿结构与其他有蹄类不同。所以有人主张它是一个独立的目。我国新疆古新世地层中发现不少恐角类化石，如觉罗兽（*Jiaolotherium*）（图 18—175）等。

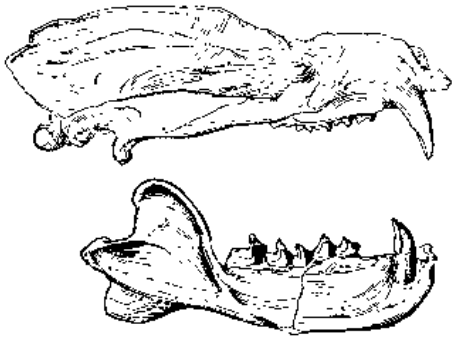


图 18—170 阶齿兽头骨及下颌侧视 *Bemalambda nanhsiungensis* Chow et all.
×1/4，广东，古新世

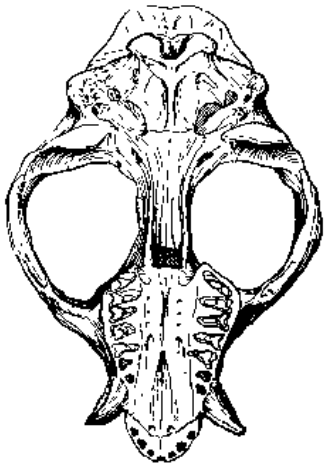


图 18—171 阶齿兽头骨腭视 *Bemalambda nanhsiungensis* Chow et all.
×1/4，广东，古新世

图 18—172 阶齿兽下颌齿列，左 P_3—M_3，冠视，
Bemalambda nanhsiungensis Chow et all.
原大，广东，古新世

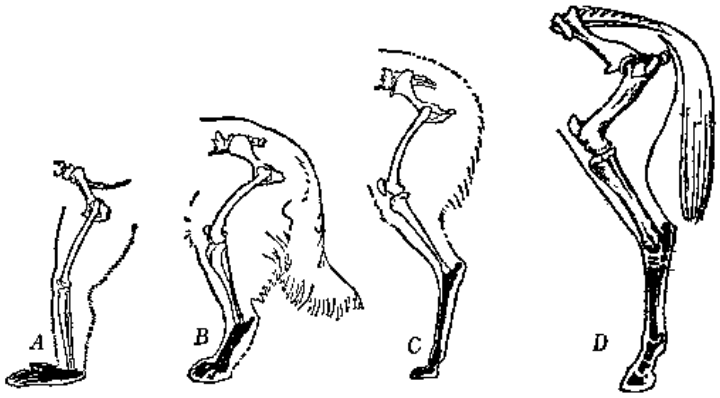


图 18—173 蹠行和趾行、蹄行哺乳类的后肢，黑色是足骨部分
A—狒狒 蹠行；B—狐 趾行；C—大羊驼 趾行；D—马 蹄行

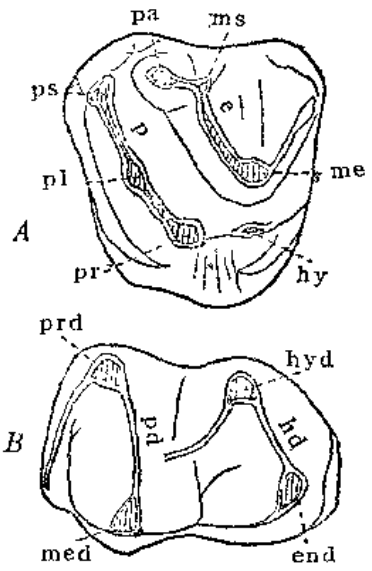


图 18—174 冠齿兽（*Coryphodon*）下上臼齿模式图
（A）左上臼齿，（B）右下臼齿，嚼面视

图 18—175 吐鲁番觉罗兽（*Jiaoluotherium turfanense*）
右上颊齿（上）和左下颊齿（下），冠面视，×0.8，新疆，古新世

（七）哺乳动物的演化及地史分布

哺乳动物各目间的关系至今尚不能确切作出结论。随着新材料的不断发现，尤其是占欧亚大陆相当重要部位的我国领土上的新发现，都会对哺乳动物的演化及迁移乃至哺乳动物的分类及各目的关系等问题的解决提供新的证据。

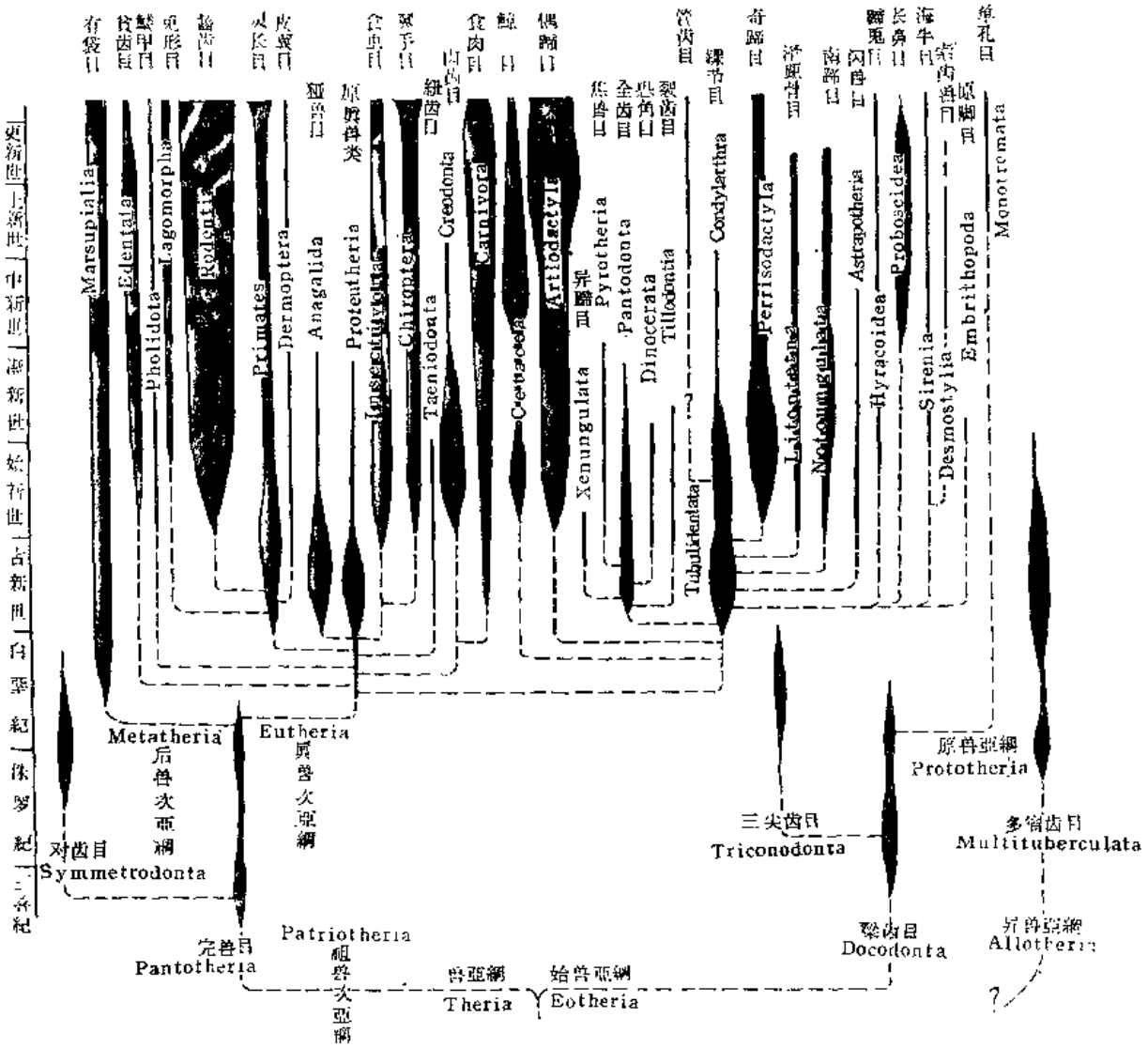


图 18—176　哺乳动物演化及地史分布

原真兽类为食虫目的一个亚目，包括远藤兽（*Endotherium*）等，其中一些已被置入猛兽目，如猛兽（*Anagale*）、假古猬（*Pseudictops*）等。中生代哺乳动物部分，未按比例计算，只表示大体盛衰情况

第十九章　古植物及孢子花粉分析

一、概　　述

地球上最早出现的生命是属于植物界的，远在距今32亿年的太古代就已发现过最原始的原核生物蓝藻类和细菌化石。自元古代至新生代，植物界在划分地层上一直起着重要的作用，尤以元古代海相地层及各时代陆相地层为最。古植物是划分和恢复古大陆气候地理分区的主要标志。各种古植物本身亦参与了成矿作用，例如太古代沉积型铁矿中的铁细菌，各种藻类可形成礁灰岩，藻煤，硅藻土等，低等植物与石油，油页岩等生成也有关；高等植物则更是各地史时期形成煤层的物质基础。

（一）植物的形态和结构

植物有机体由单细胞、多细胞或不同类型的细胞群组成。低等植物的植物体结构简单，无明显分化，但形态多种多样；高等植物一般都可分为根、茎、叶（营养器官）和生殖器官各部分，每个器官是由各种组织（起源相同，形态、结构和机能一致的细胞群）组合而成。高等植物最基本的特征是有起输导作用的维管束，它存在于各个器官中。

1．根的功能和形态　根主要机能是吸收水份和溶于水中的无机盐，支持固着植物体。主根明显的称为直根系；无明显主根的称为须根系，根的形态可因环境不同而异，旱生植物根系能扎入深层土壤或膨大贮水；潮湿地区植物根系较浅，常水平延伸或自茎基部起就逐渐扩大成为板状根加强支持，有的具有悬垂空中的不定根（气生根），起呼吸或吸收作用。根部化石最常见于煤层的底板层中。

2．茎的形态和结构　茎具有顶端向上生长、分枝和形成大量叶的能力，行使输送水份、无机盐、有机养料和支持树冠的功能。

1）茎的形态和习性　茎的外形以圆柱形为主。绝大多数植物的茎是直立茎；湿热地区还常发育横卧地面的匍匐茎，附着他物的攀援茎和缠绕茎（图19—1）。有些植物除地上茎外，还有埋在土中的地下茎，例如根状茎外形似根，但自节部向上发育地上枝，向下生出不定根，具有根状茎可使植物在地下渡过不适宜生长的季节。

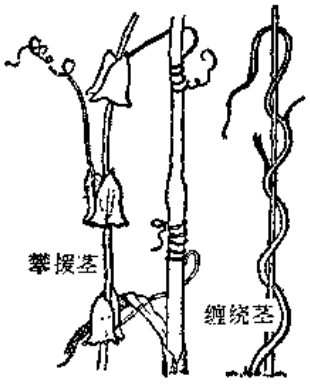


图 19—1　茎的习性

按茎的质地，植物可分为木本和草本两大类。木本植物的茎可次生增粗。高大并有显著主干的称为乔木，寿命长；无主干或主干不明显的称灌木，攀援的木本植物称为藤本。草本植物的茎一般不能次生增粗，不管一年生或多年生，其地面部分于生长季节之末死亡。

2）茎的分枝　枝条即是具有叶子的茎。茎的分枝方式有一定规律性，它反映了植物界进化过程中适应的意义。原始高等植物为等二歧式分枝，并逐渐发展为不等二歧式，二

歧合轴式（叉枝交替成为主枝）；较高级的是单轴式分枝，有明显的主轴和较细的侧枝；最高级的是合轴式分枝，由主枝和代替主枝位置的侧枝不断停止生长发育，各次侧枝相继代替主枝位置而形成具曲折形态的分枝系统，使树冠具开展性，以增加光合作用面积（图19—2）

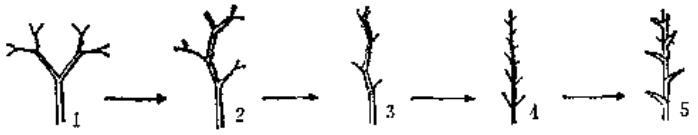


图 19—2　茎的分枝方式

1—等二歧式；2—不等二歧式；3—二歧合轴式；4—单轴式；5—合轴式。

3）茎的结构和中柱类型　以松茎作横切面，可见茎的结构自外向内分为表皮，皮层和中柱三部分（图19—3）。

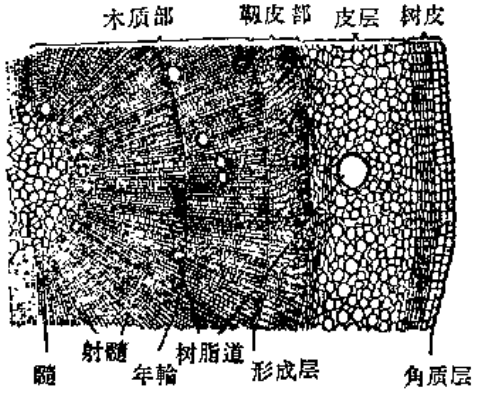


图 19—3　松茎的横切面

（1）表皮　幼茎的最外层，外壁角质化或具角质层。木本植物的茎次生增粗使表皮破裂，在皮层内分生出栓质化的周皮，与表皮合称为树皮。

（2）皮层　由司营养的薄壁细胞组成。

（3）中柱　是输导组织维管束所在处，分为：

A．中柱鞘　中柱最外层薄壁细胞。

B．维管束
- 韧皮部　管状活细胞为主，输送养料。
- 木质部　管状木质化死细胞为主，输送水和无机盐。

木本植物在韧皮部和木质部之间有形成层，能分生出次生韧皮部和次生木质部。

髓和射髓　髓是位茎中心的薄壁细胞。射髓是横向连结髓和皮层的薄壁细胞，呈辐射状。

原始高等植物的茎中央无髓，称为原生中柱；逐步进化为有髓的管状中柱，维管束成圆筒状增加了支持力和与薄壁细胞的接触面；真蕨植物因枝或大型叶的分化使中柱破离成网状，称为网状中柱，横切面上维管束为枝隙或叶隙分散为几个部分；单子叶被子植物的网状维管束则更分散成束状分布于薄壁组织中，称为散生中柱（图19—4）。

3．叶的形态和结构

叶是高等植物进行光合作用制造食物的重要器官，又有蒸散水分和交换气体的功能。植物的叶子，数量多、体积小、表面有角质层保护，被掩埋后保存为化石的机会多而常见。叶的形状和叶脉的多样性最能反映各植物种的特征，现代植物研究表明，除了少数异叶性情况外，“同种叶形相似”。古植物学中由于植物体各部分分散保存的局限性，而常以叶化石的形态代表不同种。

1）叶的组成和叶序　原始的高等植物只有叶片，无叶柄。较进化的叶有叶柄，有的并有托叶。一般叶呈片状垂直阳光伸展，有的植物叶基部相连形成包围于茎节上的叶鞘

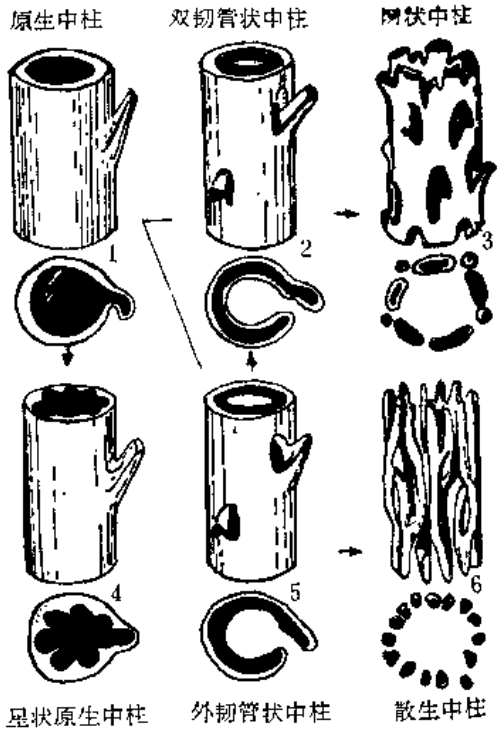


图 19—4 茎中心柱的进化图解

(仅表示维管束部分，黑线条部分为木质部)

(图19—76)。叶柄上只具一个叶片的称单叶，具有几个分裂小叶称复叶，有羽状复叶，掌状复叶等 (图19—5)。

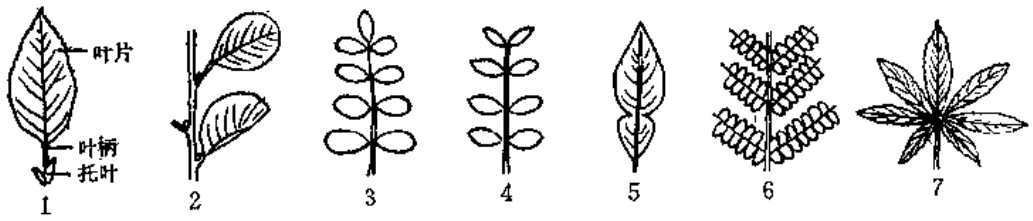


图 19—5 单叶和复叶

1—完全叶 (托叶，叶柄，叶片)；2—单叶；3—奇数单羽状复叶；4—偶数单羽状复叶；5—单身复叶；6—二次羽状复叶；7—掌状复叶

叶在枝上排列的方式称为叶序。有互生、对生、轮生或螺旋生等，其排列的规律是使相邻叶之间互不遮盖，使叶以较大面积接受阳光 (图19—6)。

图 19—6 叶序

2）叶的形状　如叶的整体轮廓，叶顶端，基部及叶边缘。

叶整体轮廓通常是以叶的长宽之比例及最宽处的部位为标准而有一些基本的几何形态（图19—7）。

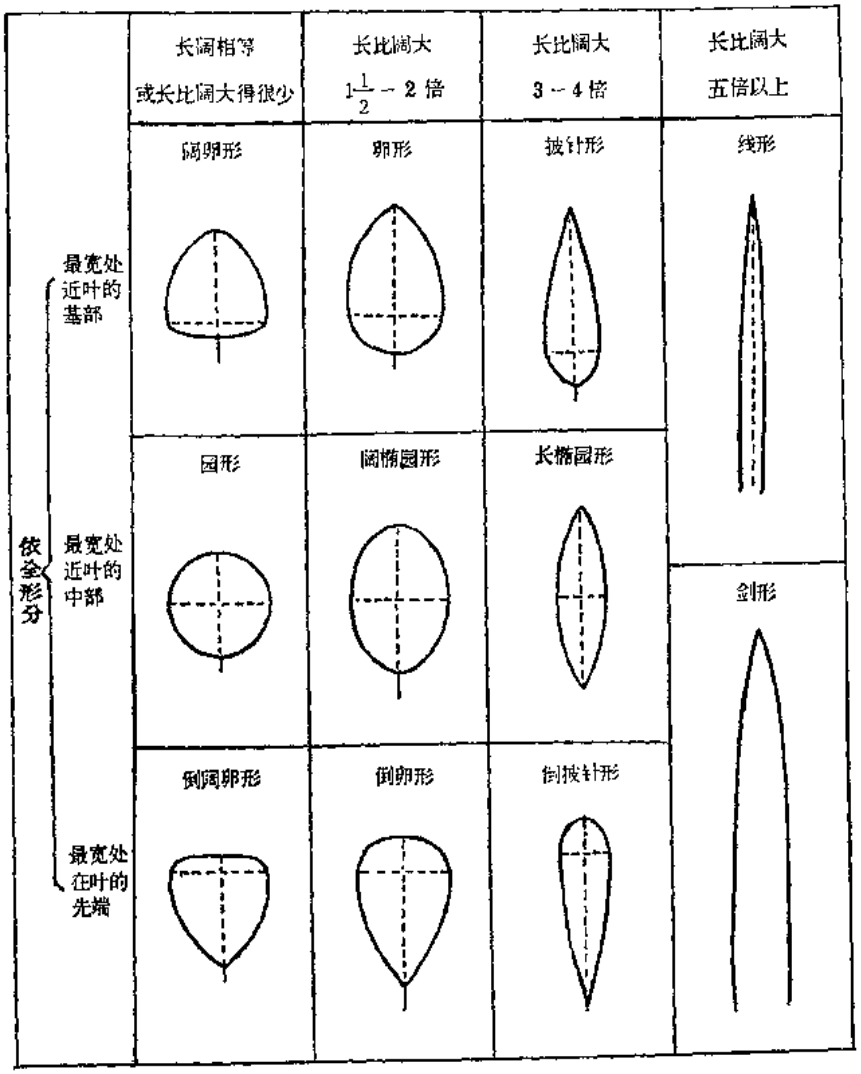


图 19—7
叶的几何形态

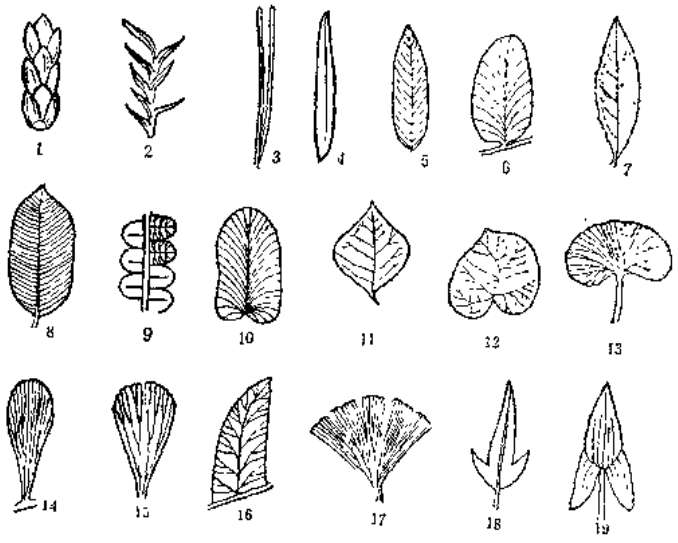


图 19—8　叶的各种形状

1—鳞片形；2—锥形；3—针形；4—线形；5—披针形；6—卵形；7—长椭圆形；8—矩圆形；9—方形；10—舌形；11—菱形；12—心形；13—肾形；14—匙形；15—楔形；16—镰刀形；17—扇形；18—戟形；19—矛形

此外，还经常以常见物体形象而命名（图19—8）。

叶的边缘完整无缺称全缘；有的具锯齿、重锯齿、波状，但缺刻都不达叶片宽度的1/4；有的叶缘具裂缺可分为浅裂（裂达叶片宽度的1/4），深裂（超过叶片宽度的1/4），全裂，有的为掌状分裂。

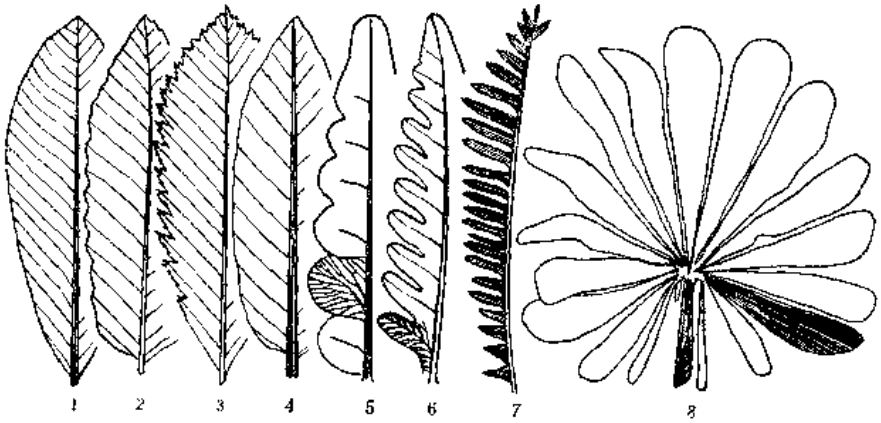


图 19—9 叶缘

1—全缘；2—锯齿；3—重锯齿；4—波状；5—羽状浅裂；6—羽状深裂；
7—羽状全裂；8—掌状分裂（全裂）

叶顶端形态有急尖、渐尖、钝圆，凹缺，短尖头，截形等。叶基部形态有楔形、心形、偏斜、截形、下延、圆形等（图19—10）。

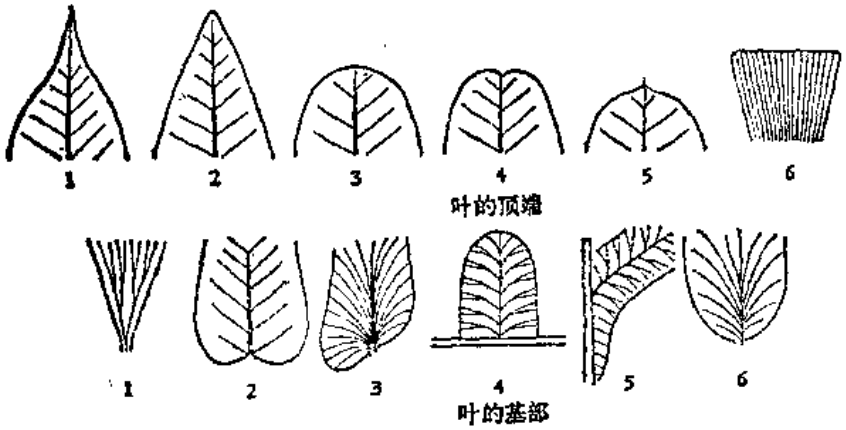


图 19—10 叶的顶端和基部

叶的顶端—1—急尖；2—渐尖；3—钝圆；4—凹缺；5—短尖头；6—截形。
叶的基部—1—楔形；2—心形；3—偏斜；4—截形；5—下延；6—圆形

3）叶脉 叶脉是分布在叶片中的维管束，叶脉自茎、枝维管束分出处的断面位置称为叶迹。叶脉在叶片中排列的方式称为脉序，形式多样化，它比叶形状有较大的稳定性，有下列基本类型（图19—11）：

单脉 叶片中只有一条叶脉自基部伸达顶端。

扇状脉 叶脉均匀地几次二歧式分叉，成扇状展布叶面，如银杏。

放射脉 叶脉自基部即多次二歧分叉，较直地呈放射状伸出。

平行脉 叶脉只在基部分叉，伸至叶面彼此平行。

弧形脉 叶脉自基部伸出后，平行叶缘呈弧形至叶顶端汇合。

羽状脉　有一条中脉（主脉），两侧自中脉分出羽毛状排列的侧脉，侧脉可分叉或不分叉。有的侧脉不自中脉伸出，而出自羽轴称邻脉。

网状脉　又称闭锁脉序，可分为简单网脉和复杂网脉。简单网脉是叶脉或侧脉二歧式（少数单轴式）分叉并相互联结成网，亦称单网脉。复杂网脉的侧脉单轴式分叉结成网，网眼内又有细脉组成次一级小网，亦称重网脉或进化网脉。有时小网内还有不联结成网的细脉称盲脉。

掌状脉　叶内有几条等粗的脉（主脉），自基部一点射出称为掌状脉。

叶脉的分叉形式也反映了植物界进化的规律。原始的高等植物从没有叶脉发展为具单脉或二歧分叉的扇状脉；进而为较进化的羽状脉；网脉亦自二歧分叉的单网脉演变至单轴式分叉的重网脉，植物界最高级的被子植物绝大部分都具有复杂网脉。

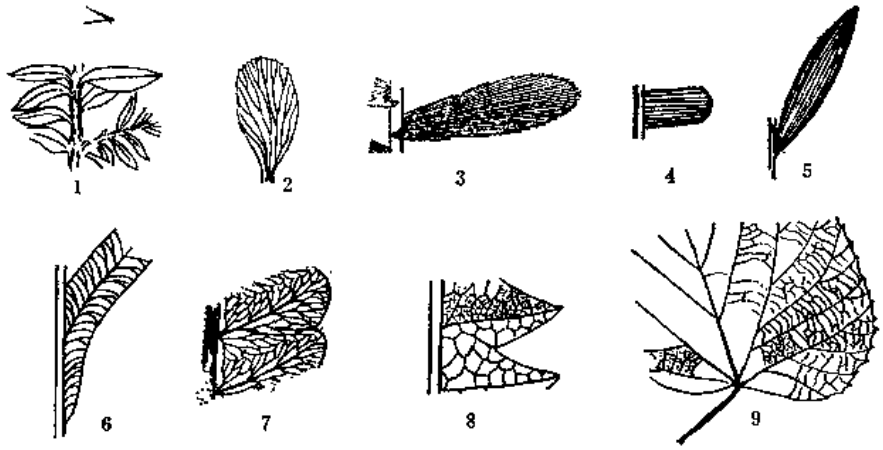


图 19—11　叶脉的类型

1—单脉；2—扇状脉；3—放射脉；4—平行脉；5—弧形脉；6—羽状脉及邻脉；7—简单网脉；8—9—复杂网脉

4）叶的结构　垂直叶片作切面可见叶分为表皮和叶肉两部分，并有维管束（叶脉）贯穿（图19—12）。

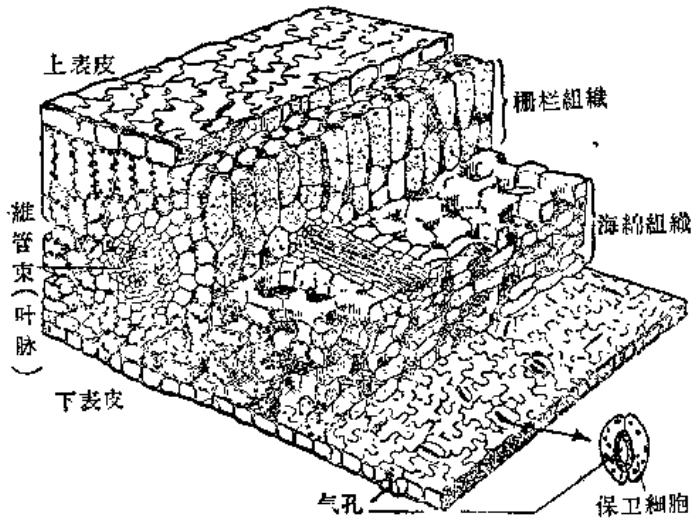


图 19—12　叶的结构

表皮　分上下表皮，细胞排列紧，除气孔外无间隙，以防止水分蒸散。表皮细胞外壁角质化，并堆积成角质层，干旱环境下角质层增厚。下表皮细胞间常有气孔器，由两个半月形的保卫细胞夹气孔组成，气孔可开合，干旱环境下的气孔下陷。各种植物气孔器的排列、结构不同，常用以确定系统分类及属种。

叶肉　位上表皮下面排列较紧密的长柱形细胞称栅栏组织，含大量叶绿体。位于下表皮内面，排列疏松的称海绵组织。

4．植物的繁殖和生殖器官　植物界繁殖后代的方式有三种：

营养繁殖　由植物体的一部分再生新的植物体，如葡萄的扦枝，土豆块茎芽的分殖等。

无性繁殖（孢子繁殖）植物生长至成熟阶段，其繁殖能力逐渐集中于繁殖器官—孢子囊内，内含有很多单细胞的孢子，孢子成熟后散出，遇到适宜的环境就能萌发，此种方式称为无性繁殖（图19—13，8、9、10、11）。菌、藻、苔、藓和蕨类植物都以孢子繁殖后代称为孢子植物。一部分蕨类植物和种子植物的孢子有大、小之分。种子植物的小孢子即为花粉囊内的花粉粒，大孢子发育于胚珠之中，但它们并不直接形成新个体，而是用以产生进行有性生殖的性细胞。

有性生殖　植物在发展的某个阶段，形成有性细胞，这种性细胞称为配子，由雌、雄配子结合成合子，合子萌芽形成新植物体（图19—13，1、2、3、4）。最广泛而高级的有性生殖是卵式生殖，其雌、雄配子的形状、大小、特征差异很大、雄配子（精子）极小，有鞭毛，活动积极，但在种子植物中，精子无鞭毛，随原生质流动；雌配子（卵细胞）大，无鞭毛，不活动，位颈卵器内（保护卵细胞的瓶状器官）。

世代交替　上述三种繁殖方法，在一些低等植物中，常常不是同时存在的，而在高等植物和某些低等植物的生活史中，无性繁殖和有性生殖有规律地相互交替着，这种现象称为世代交替。各类植物发育情况则各不相同。例如蕨类植物的无性世代和有性世代彼此独立，以无性世代的孢子体占优势，产生大量孢子繁衍后代（图19—13）；种子植物世代交替不明显，配子体退化，寄生在孢子体上，有性生殖结果产生种子繁殖后代（图19—111）。

（二）古植物的分类

古植物与现代植物一样，其自然分类系统是以生殖器官、解剖结构和比较形态等特征为基础的，但由于化石记录的不完整，常常缺失中间类型，又因植物各器官常分散保存，有时按自然分类存在一定的困难，常要辅以人为的形态分类。

1．器官属和形态属　高等植物由于体躯大，不可能整体保存，在地层中经常见到的是叶子，其次是茎、枝、生殖器官等残体。在没有弄清彼此间关系时，人们常把分散的各器官分别命名，这种属名称为器官属。例如 *Lepidodendron* 鳞木的各个器官单独保存时，茎干或枝称 *Lepidodendron*（鳞木），叶称为 *Lepidophyllum*（鳞叶），孢子叶为 *Lepidostrobophyllum*（鳞孢叶），孢子叶穗称 *Lepidostrobus*（鳞孢穗），根座部分为 *Stigmaria* 等。有些植物的叶部外形极为相似，在没有发现生殖器官时无法区别它们，就按照叶形态和脉序等特征来划分类和属，这种属称为形态属，它们和自然属即种群的概念不同，不能代表其自然分类的位置。例如 *Taeniopteris*（带羊齿），具此种叶形的可以是真蕨纲、种子蕨纲或苏铁纲的，又如 *Pecopteris*（栉羊齿）的叶形在真蕨纲和种子蕨纲中都有。然而归入形态属名下的各个种却是客观存在的，有些种在地层中分布也有一定规律性，因此可以应

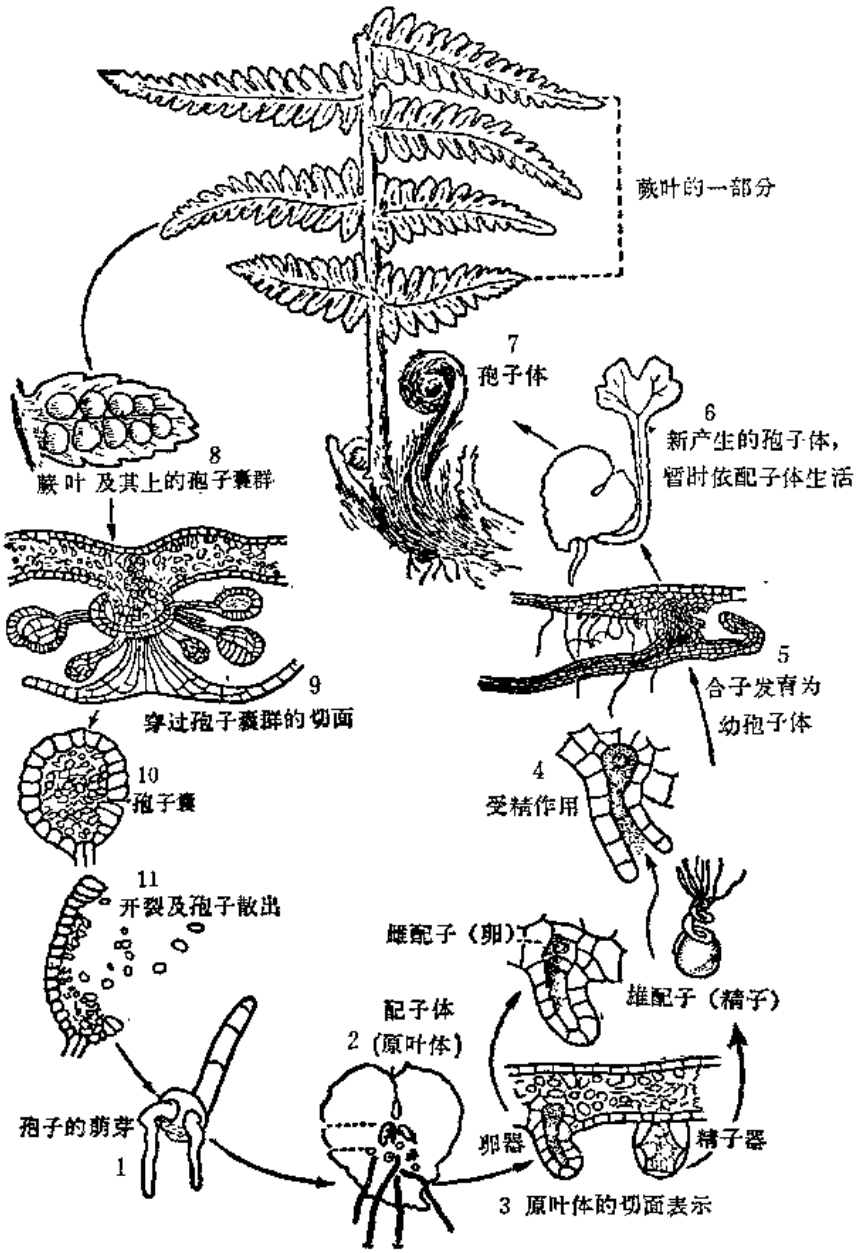


图 19—13 真蕨植物的生活史

1—4—有性世代，5—11—无性世代

用于地层的划分和对比。有些形态属或类实际已证明也较接近于自然分类，如栉羊齿除了少数种属于种子蕨纲外，大部分属于真蕨纲。但总的说来形态属是广义的不同种的归纳，地史分布长，所以一般应鉴别至种。

（三）分类系统

植物界按照体驱分化完善程度及结构分为低等植物和高等植物两大类。

低等植物　单细胞或多细胞，结构简单，呈条状、丝状、片状、粒状等，无根、茎、叶的分化，也称叶状体植物或原植体植物（Thallophyta），极少数种类有类似根、茎、叶的器官。绝大多数在水域或在阴湿条件下生活，无输导组织。

植物界
低等植物
菌类 (Mycophyta)
藻类 (Phycophyta)
蓝藻植物门 (Cyanophyta)
金藻植物门 (Chrysophyta)
黄藻植物门 (Xanthophyta)
硅藻植物门 (Bacillariophyta)
甲藻植物门 (Pyrrophyta)
裸藻植物门 (Englenophyta)
绿藻植物门 (Chlorophyta)
轮藻植物门 (Charophyta)
红藻植物门 (Rhodophyta)
褐藻植物门 (Rhaeophyta)
太古代—现代。
太古代—现代，震旦纪最盛
? —现代。
? —现代。
早侏罗世—现代。
侏罗纪—现代。
? —现代。
寒武纪—现代。
晚志留世—现代。
震旦纪—现代。
? —现代。
孢子植物
高等植物
苔藓植物门 (Bryophyta)
苔纲 (Hepaticae)
藓纲 (Musci)
早古生代—现代。
蕨类植物门 (Pteridophyta)
裸蕨纲 (Psilophylopsida)
石松纲 (Lycopsida)
节蕨纲 (Articulata)
真蕨纲 (Filicopsida)
晚志留世—中泥盆世。
泥盆纪—现代，石炭、二叠纪盛。
泥盆纪—现代，石炭、二叠纪盛。
泥盆纪—现代，石炭、二叠纪，中生代盛。
种子植物
裸子植物门 (Gemnospermae)
种子蕨纲 (Pteridospermopsida)
苏铁纲 (Cycadopsida)
科达纲 (Cordaitopsida)
银杏纲 (Ginkgopsida)
松柏纲 (Coniferopsida)
买麻藤纲 (Gnetopsida)
晚泥盆世—早白垩世
晚石炭世—现代，中生代盛。
晚泥盆世—早三叠世。
二叠纪—现代，中生代盛。
晚石炭世—现代，中生代盛。
第三纪—现代。
开通目 (Caytoniales)
被子植物门 (Angiospermae)
双子叶纲 (Dicotyledones)
单子叶纲 (Monocotyledones)
早白垩世晚期—现代。

高等植物　形体结构复杂，已分化出茎和叶，绝大多数并具有根，可称茎叶植物（Cormophyta），高等植物的产生是适应陆生环境的结果，它们都具有起输导作用的维管束，又称维管植物（Tracheophyta）；高等植物都有两性生殖器官，有性生殖产生的合子，在个体发育时有程度不同的依靠母体的胚胎阶段，故亦称有胚植物（Embryophyta）。

一般的分类系统如上页列表：

二、低等植物(Thallophyta)

（一）简介

低等植物主要是菌类和藻类，为单细胞或由多细胞组成的丝状、片状等的植物体。构造简单，不具维管束组织，无真正的根、茎、叶的分化，故称为原植体植物。极少数的种类有类似根、茎、叶的器官，如海带、昆布等。

菌类和藻类的区别主要是营养方式不同。菌类植物无叶绿素，不能营光合作用制造食物，只能依靠寄生或腐生，吸收别的动植物体中的养料或借助空气中的氧化碳，吸入各种无机物经过酶的催化作用，放出化学能来建造自己的身体，为异养型生物。藻类的细胞体内有色素体或色素（主要是叶绿素a，β一胡罗卜素），多数能营光合作用制造食物，为自养型生物。

包括细菌和蓝藻在内的原核生物是地球上最早出现的生物。1973年在南非距今32亿年以前的无花果层中发现了细菌化石。藻类化石较之细菌化石更为多见且更重要，世界各地及我国元古代以后的地层中都有发现，可以作为划分地层的重要依据。例如，寒武纪直至第三纪都有不同程度繁盛的粗枝藻科（Dasycladaceae），到现代才趋向衰落。曾繁盛于震旦纪、古生代和中生代的管孔藻科（Solenoporaceae）中生代末期大大衰落，第三纪后不再出现。轮藻、甲藻和硅藻在我国及世界各地古、中、新生代地层中均有不少发现，并已用来划分、对比地层。

此外，地层中的菌藻化石，还可用来恢复古环境。如上述管孔藻便是暖海环境的指示生物。硅藻、甲藻在不同的环境（海、陆）有不同的属种组合。

细菌和藻类在造岩、成矿方面也起很大作用。世界各地70%以上富铁矿发现于前寒武纪的条带状含铁石英岩中，它们是由于铁细菌的活动而使溶于水中的低价铁氧化为高价铁沉淀形成的。硫细菌对于天然硫矿床和某些黄铁矿的形成起作用。硅藻是硅藻土的主要成分。蓝藻和某些红藻、绿藻的聚集可形成礁灰岩。此外，石油、天然气、藻煤和油页岩的形成与菌藻都有一定的关系。

（二）分类

细菌和真菌两大类，在化石上意义不大，在此从略。藻类这个名词，包括内容很多，不同学者分类根据亦不一致，因此，分类系统也不尽统一。本书采用1964年我国藻类分类研究工作者在青岛的“藻类专业工作会议”上通过的方案。全部藻类分为以下十个门：

1 蓝藻门（Cyanophyta）

*2 金藻门（Chrysophyta）

*3 黄藻门（Xanthophyta）

4 硅藻门（Bacillariophyta）

5 甲藻门 (Pyrrophyta)
*6 裸藻门 (Englenophyta)
7 绿藻门 (Chlorophyta)
8 轮藻门 (Charophyta)
9 红藻门 (Rhodophyta)
*10褐藻门 (Rhaeophyta)

各门藻类的化石多寡不一，重要性也很不相同，带“*”的门因化石所知不多，暂不叙述，其他各门，简介如下。

三、蓝 藻 门(Cyanophyta)

（一）藻体结构和特征

蓝藻即蓝绿藻，又名粘藻 (Myxophyta)，淡水及海水中皆有。植物体构造较简单，少数是单细胞，绝大多数的种，在细胞分裂以后，其子细胞保持连续，构成各式各样的群体、简单或具分枝的丝状体。细胞内原生质体分内外两部分，中央部分称中央体，它类似于细胞核但无核膜而非真正的核，故蓝藻又称原核植物。外部的原生质体中无一定结构的色素体，各种色素弥散于原生质的四周部分称为色素质。蓝藻所含色素除叶绿素 a 、两种叶黄素和 β —胡罗卜素以外，尚有蓝藻藻蓝素 (c—phycocyania) 和蓝藻藻红素 (c—phycocythrin)。蓝藻细胞的周围，往往有坚韧的胶质衣鞘包裹，衣鞘有时现程度不等的层理。细胞壁有内外两层，内层主要为薄而坚固的纤维质，外层是果胶质组成的胶衣。

繁殖主要靠细胞直接分裂，丝状藻体繁殖时，常可分划出短的藻丝分段，叫做藻殖段，从藻殖段再发育新的藻丝体。在丝状蓝藻类中，除颤藻科外，都经常产生一种特别类型的细胞，称为异形胞。异形胞顶位或胞间位(图19—14)。

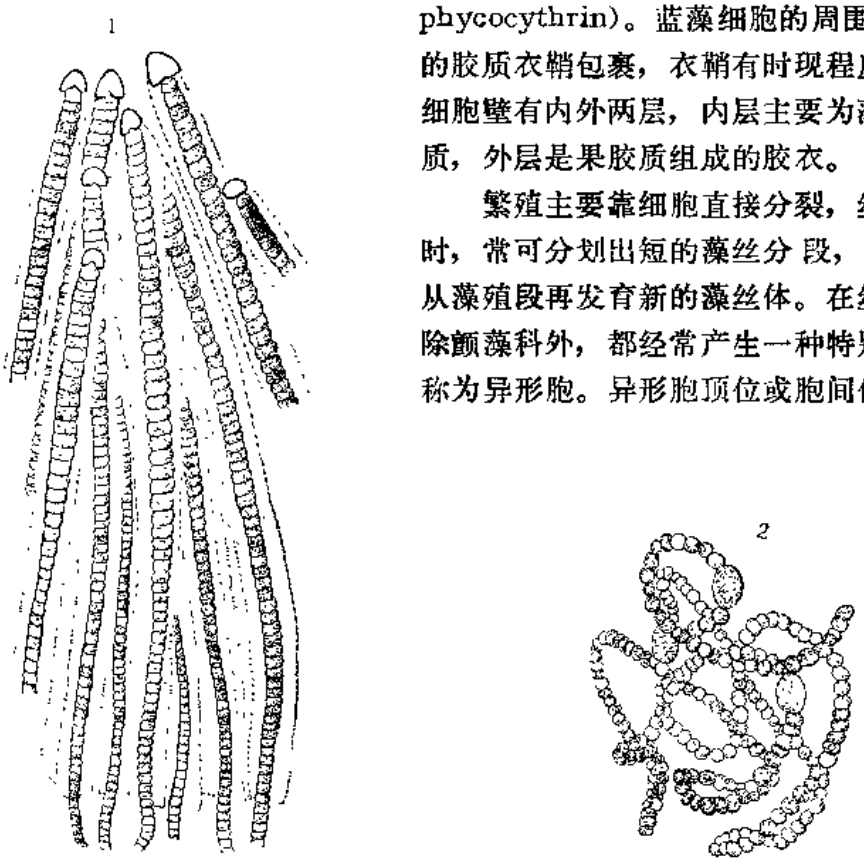


图 19—14 丝状蓝藻的异形胞

1—硬皮胶须藻 *Rivularia dura*，顶位×485；2—卷曲项圈藻 *Anabaena circinalis*，胞间位×400

现代蓝藻约有150个属 1500 多个种。化石蓝藻从前寒武纪，甚至从太古代就已出现，已知的约有 100 多种。蓝藻在我国震旦纪地层中广泛发现，是南方震旦纪灯影组中丰富的藻类之一，也是当时重要的造岩生物。虽然蓝藻数量极多，但因藻体钙化差或不钙化，不易完好地保存，目前所见的多数为形态不规则的蓝藻残体或蓝藻生活活动的痕迹，如粘液质、凝块等。除老地层中出现的蓝藻外，南京大学近年来报导和研究了江苏北部下第三系渐新统代南组所产的丝状蓝藻，颤藻科的弯线藻属（*Camptonema*）。

（二）化石代表

（*Palaeomicrocystis* Kord, 1955（古微胞藻）群体呈球形、盘形、椭球形，成列地或不均匀地分布。细胞圆形，沿整个群体无秩序地散布或处于群体中心部分（图19—15）。产于我国震旦系灯影组。

Balios Tsao, Chen et Chu, 1962（斑点藻）

藻体为许多斑点状群体，球形或椭圆形，直径从<0.06毫米至0.16毫米不等。排列紧密或分散，有时均匀分布；群体外围包有半透明的粘液质（图 19—16）。产于我国震旦系灯影组。

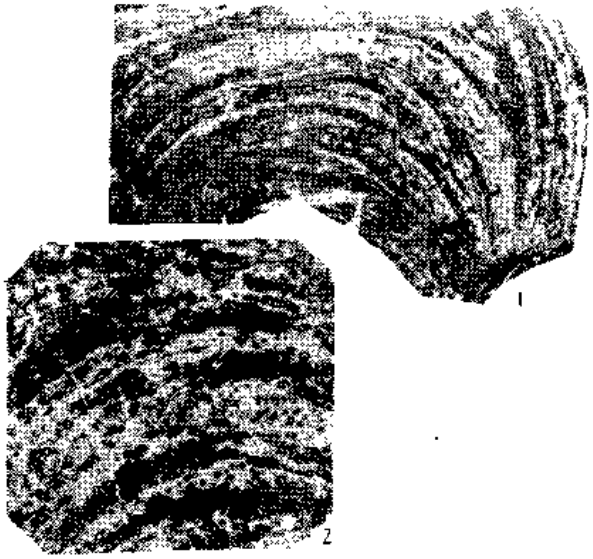


图 19—15　马龙古微胞藻
（*Palaeomicrocystis malongensis*）
1—纵切面，×2；2—纵切面，×5

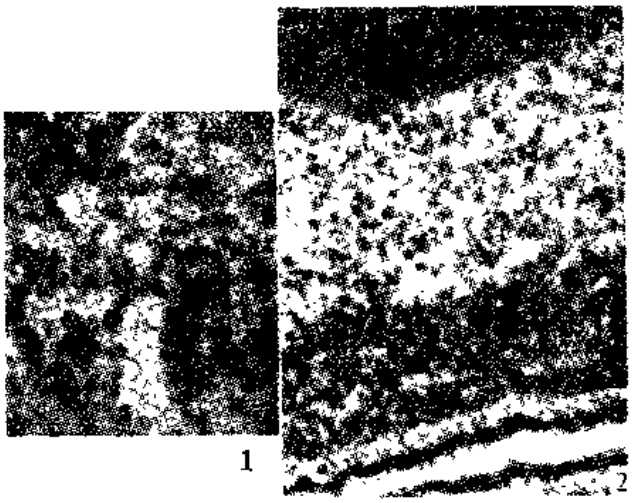


图 19—16　斑点藻（*Balios*）
1—平谷斑点藻（*Balios pinguensis*）藻细胞组成球形群体（呈黑色斑点），群体分布不均匀，薄片，×15；
2—紧密斑点藻（*Balios confertus*），薄片，×15

四、硅藻门(Bacillariophyta)

（一）一般特征

大部分为单细胞，但也有许多种类常借助于细胞分泌的胶状物质使许多个体连或丝状、带状、链状、星状、分枝状及无定形片状群体（图 19—17）。硅藻的细胞壁与其他藻类的区别在于它高度硅质化，由上下两个肥皂盒或培养皿状的半片所组成（图19—18）。其中，套在外面的、体积较大的称上壳，套在里面体积较小的称下壳。上下壳之间的侧面

称壳环或环带。在镜下见到的硅藻，由于形态不同，有时只能见到其壳面（壳面观），有时只能见到壳环面（壳环面观或环带面观）（图 19—18）。硅藻的原生质体中所含色素，主要为叶绿素 α，β—胡罗卜素和叶黄素三种。生殖以无性的细胞分裂为主，母细胞的原生质体纵裂为二，两个半片分开，新的子细胞各拥有一个母细胞的半片，另各长出一个新的半片，由此形成两个新的硅藻。

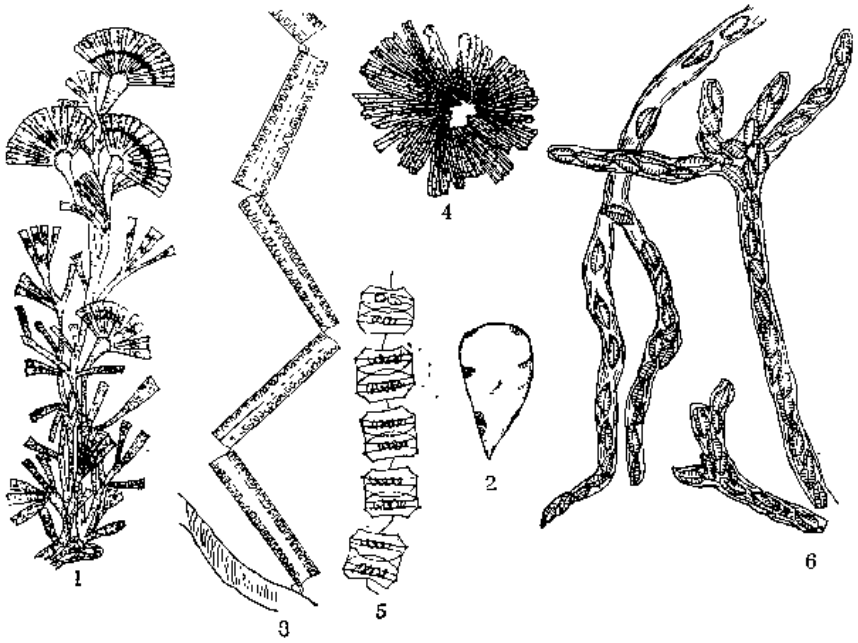


图 19—17　硅藻的群体类型

1—树状；2—不定形；3—褶曲状；4—放射状；5—链状；6—丝状

硅藻的细胞壁称硅藻胞，构造奇特而复杂，成分主要是由果胶质及沉淀其中的硅化物组成，硅化物的成分以二氧化硅（SiO_2）为主，因此常能保存为化石。由于二氧化硅在硅藻胞上的沉淀不均匀，形成两个半片面上形形色色的花纹，花纹的类型是分类的重要标志。

硅藻的分布极为广泛，绝大多数生存于海水、淡水或半咸水，少数为气生及亚气生种类。硅藻个体微小，一般为十数微米至几十微米，需在中、高倍显微镜下才能观察、鉴定，属于微体生物的范畴。

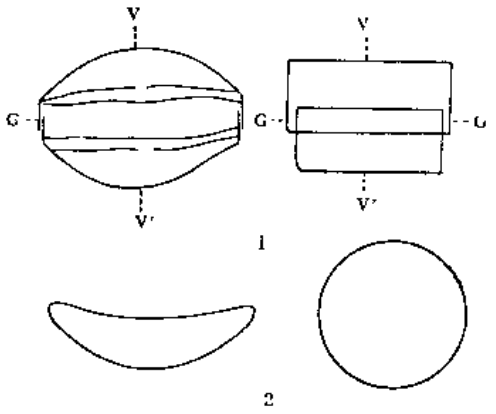


图 19—18　硅藻细胞的被壳图

V—外壳；V′—内壳；G—壳环（环带）；1—环带面观；2—壳面观

（二）分类及化石代表

本门仅包括一个纲—硅藻纲，按壳壁形态可分两个目：

1．辐射硅藻目（中心目 Centrales）壳面观圆形、多角形或不规则形。壳面花纹一般具有一个中心，由中心一点向四周辐射，少数中心稍偏，甚至可有两个中心。本目的花纹较粗，易观察到。大部分海产，以浮游生活为主。

Coscinodiscus Ehrenberg, 1838（圆筛藻属）单细胞（少数成对）。壳面圆盘形，有六角形或圆形的网眼状或点纹状花纹，排列成种种形式，中心区有称为玫瑰状花纹的花纹。本属主要为海洋浮游硅藻，少数生活于淡水中（图19—19）。

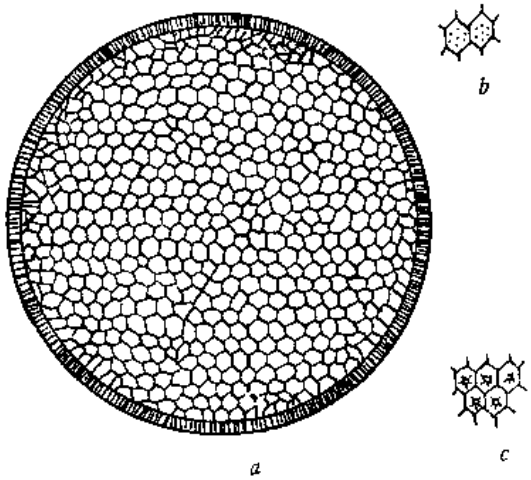


图 19—19 圆筛藻属（*Coscinodiscus*）
a—壳面观；b、c—网纹在不同焦点的简图

Melosira Agardh, 1824（直链藻属）单个壳圆柱形或球形，由壳面结合成链状群体。壳环面有点状花纹。壳面平或凸起略呈球形。本属多数种是近岸性的，海生种类不多，淡水湖泊中常见而重要（图19—20）。

2．羽纹硅藻目（Pennales）壳面观多半呈长椭圆形、舟形、纺缍形和梭形等，左右对称或略不对称。壳面花纹为由细小如点的微孔紧密相连而成的横线条（线纹、肋纹），线条排列两侧对称如羽状，本目即由此而得名。

图 18—20 直链藻属（*Melosira*）

有些代表在壳面中央线上有一直或弯曲的纵线，称为脊缝或沟缝或壳缝，壳缝从壳的横切面来看呈“>”形，其中央与两端的细胞壁常加厚，形成中央结节与极结节（端结节）（图19—21）。有的羽纹硅藻在壳面中央仅线条中断不相连，无上述沟缝，则称为具假沟缝或假壳缝。有的壳面中央线条不中断，称为无沟缝。

Pinnularia Ehrenberg, 1843（羽纹藻属）单细胞或连成带状群体。壳面外形常呈线状—椭圆形至披针形，末端有时延伸呈喙状或乳头状。壳缝线形或带形，线条很粗，表现为肋纹。本属常出现于淡水沟渠、水池和泉水中（图19—21）。

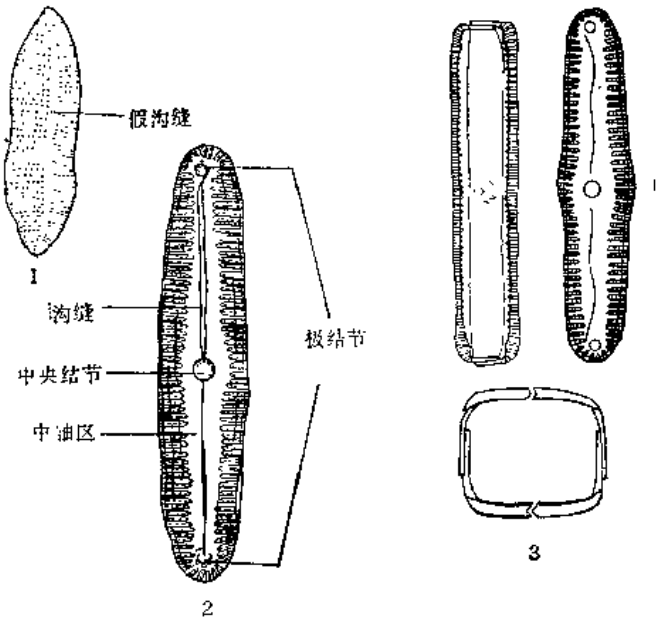


图 19—21 羽纹硅藻的沟缝和结节构造
1—具假沟缝—短柄弯杆藻（*Achnanthes brevipes*）；2、3—具沟缝—大羽纹藻（*Pinnularia major*）

Fragilaraia Lyngbye, 1918 (Char. Emend) (脆杆藻) 细胞由壳面密接连成长丝状、带状或链状群体，各细胞间留有规则的间隙。壳面轮廓披针形至椭圆形，有时中央凸出或凹入。壳面具线纹和假沟缝。本属多数种为淡水产，分布于沿岸，也有很重要的浮游种，海产浮游生物中也有本属出现（图19—22）。

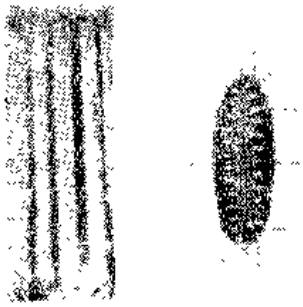


图 19—22 脆杆藻 (*Fragilaria*)

3．地质意义及在其他方面的应用，硅藻的硅质细胞壁在原生质分解以后，保存不变地沉淀到水底，在地质历史上，由于日久堆积，形成灰色至白色的硅藻土矿，在工业上用途很广，可以作为建筑、磨光等材料；制糖的过滤剂；化学方面的担体和吸收剂；造纸、橡胶、化妆品、火漆和涂料等的填充剂以及保温材料等。世界上最厚的硅藻土矿床厚达数百至数千呎，产于美国加里福尼亚州。我国吉林、山东等地也产丰富的硅藻土。海相硅藻土往往极厚，淡水硅藻土厚度达数呎的极少见。

现代硅藻的属种和分布，受水体环境控制。一个属的某些种，只能生活于海水，而另一些种，只能生活于淡水，在淡水和海水中都能生活的种极少见。海生的硅藻，有时在江湾河口或海边盐泽地区的半咸水中可以生存，而生活于淡水中的种则极少能在这种半咸水中生存。海生硅藻中的绝对多数属于冷水藻类，在寒冷地区的海洋中，它们不但产量极多，属种也超过其他地区。海洋中生活的硅藻，有的营附生生活，一般附着于中潮线地区的岩石、石块或各种海生藻类的原植体上；另一些营漂浮生活，称为浮游硅藻。海洋浮游硅藻对于海水温度、盐度等的变化，极为灵敏。其次，其分布和海流有密切的关系。淡水硅藻的产量，往往不及海生硅藻，属种也往往有一定，其中很多属种同样喜欢生活于冷水或在早春、晚秋大量出现。淡水硅藻的生活方式和海洋硅藻一样有两种。利用硅藻的以上习性可以恢复古地理古环境，例如，根据化石硅藻的属种组合，可以区分沉积硅藻的地层为海相或陆相，并可推测当时水体的温度、盐度等，还可根据某些属种的分布或在某地区地层中出现的特点来推测海流的运行情况。

硅藻中的许多种类，喜欢生活于含少量有机物质的水中，某些属种（如宽舟藻属 *Pleurosigma*）更能生存于含有多量腐败物质的水中。在污染程度不同的水中生活着不同的硅藻，所以硅藻又可作为水的污染度的指示植物，利用它来监察自然环境，有助于环境保护工作。

硅藻在鉴定地层时代和对比地层方面虽不如其他藻类，但也能起一定的作用。硅藻化石最早的记录是德国上侏罗统的里阿斯阶（J_1-Liassic），这些化石都属于中心目，许多属已绝灭。到晚白垩世硅藻才开始丰富，已发现的那时的全部属都延续到现在，其主要特征迄今没有变化，因此，硅藻一般必须鉴定到种。

五、甲 藻 门 Pyrrophyta

（一）一般特征

藻体绝大多数为个体微小（10—100 微米为主）而不对称的运动性单细胞。球形至针形或分枝形，大都背腹扁平，前后端常有突出的角状构造，具鞭毛两条，多数生于细胞的

腹面，一条为带状，称横鞭毛，绕于细胞中部的横沟内；另一条称纵鞭毛，自纵沟向体后伸展（图19—23）。细胞壁如存在，则主要由纤维素构成，结构较复杂，由许多多角形的甲片相连而成，这样的壁称为甲。甲藻的繁殖主要是无性的细胞分裂。

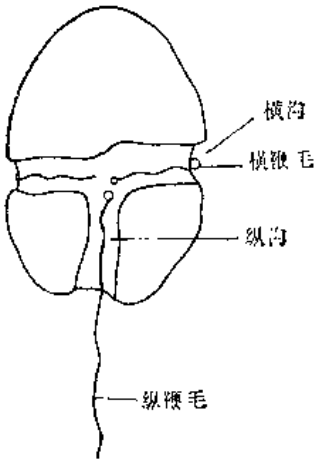


图 19—23 裸甲藻目 (Gymnodiniales) 的简图

现代甲藻大约有150个属，1000多个种，为海洋浮游植物的主要成员之一。辽阔的海洋是甲藻类最适宜的生活领域，在那里不仅数量丰富且属种极多，在暖海地区尤其繁盛。浮游在远洋表面的甲藻，以裸而无甲的种类为多，滨海生活的浮游甲藻则以具甲的种类为多。各种淡水体如池塘、沟渠以及湖泊等，也有许多种类的甲藻，但产量不多，不能成为淡水浮游藻类中的主要成员。在河口、海湾等地生存的甲藻，通常利用水中多量的有机物质为生。总的说，甲藻有多种生活方式，分布范围也极其广阔。

（二）分类及多甲藻目甲的结构

甲藻可分为两个纲：纵裂甲藻纲（Desmophyceae, Adiniferae）和横裂甲藻纲或沟鞭藻纲（Dinophyceae, Diniferae 或 Dinoflagellata）。前者多为稀见的海生藻，尚未发现化石，在此从略。沟鞭藻纲为本门主要发展的一支，下分七个目，其中最重要、最大的一个目为多甲藻目（环沟藻目 Peridiniales）。

多甲藻目为具甲的甲藻。甲由横沟分成上下两部分：上壳及下壳。上壳常具一个顶突起（角），下壳常具1—2个反顶突起（角）。横沟又称腰带，在细胞中央呈环状或稍作螺旋状，纵沟位于下壳腹面，有的略延伸至上壳。上壳、下壳及横沟各由一组或几组板片组成，每组中板片的数目和排列方式（称为板式）各属种不同，从上到下主要有七组，以下图为例说明，其中数字表示板片的数目，撇号或其他字母表示板片的性质，数字依逆时针方向排列（图19—24）。

上壳
- i）顶板片（1′,2′,3′,4′）围绕顶孔的一圈板片，在此由四块组成。
- ii）沟前板片或前带板片（1″,2″,3″,4″,5″,6″,7″），为腰带前的一圈板片。
- iii）前间插板片（1a,2a,3a）顶板片与沟前片之间的板片。

下壳
- iV）腰带板片(1c,2c,3c,4c,5c）位于横沟的板片。
- V）底板片或反顶板片（1⁗,2⁗）位于反顶部的一圈板片。
- Vi）沟后板片或后带板片（1‴, 2‴,3‴,4‴,5‴）为腰带后的一圈板片。
- Vii）后间插板片（1p）为沟后板片与反顶板片之间的板片。

（三）化石沟鞭藻

据目前所知，可分为两大类，一类为从表面上看上去接近现代沟鞭藻的化石；另一类为圆形、椭圆形或不规则形，具不同类型的放射状突起的所谓刺球类（Hystrichospheres）（图 19—25）。前者实际上也与现代沟鞭藻有一定程度的差别，除极个别属外，化石的甲片类型均与现代的不同，且在多数情况下板片不甚清楚，仅能显示横沟；壳的成分较之现代沟鞭藻的甲也更为稳定。两类化石有一个共同点，即壁上有多角形或略不规则的古口。当细胞萌发时，有一块单板片或一组板片从细胞壁上脱落而使之裂开，古口就是由板片脱落形成的孔，它有几种类型（图19—26）：顶端古口（顶古口），前带古口，间插古口和腰区古口。

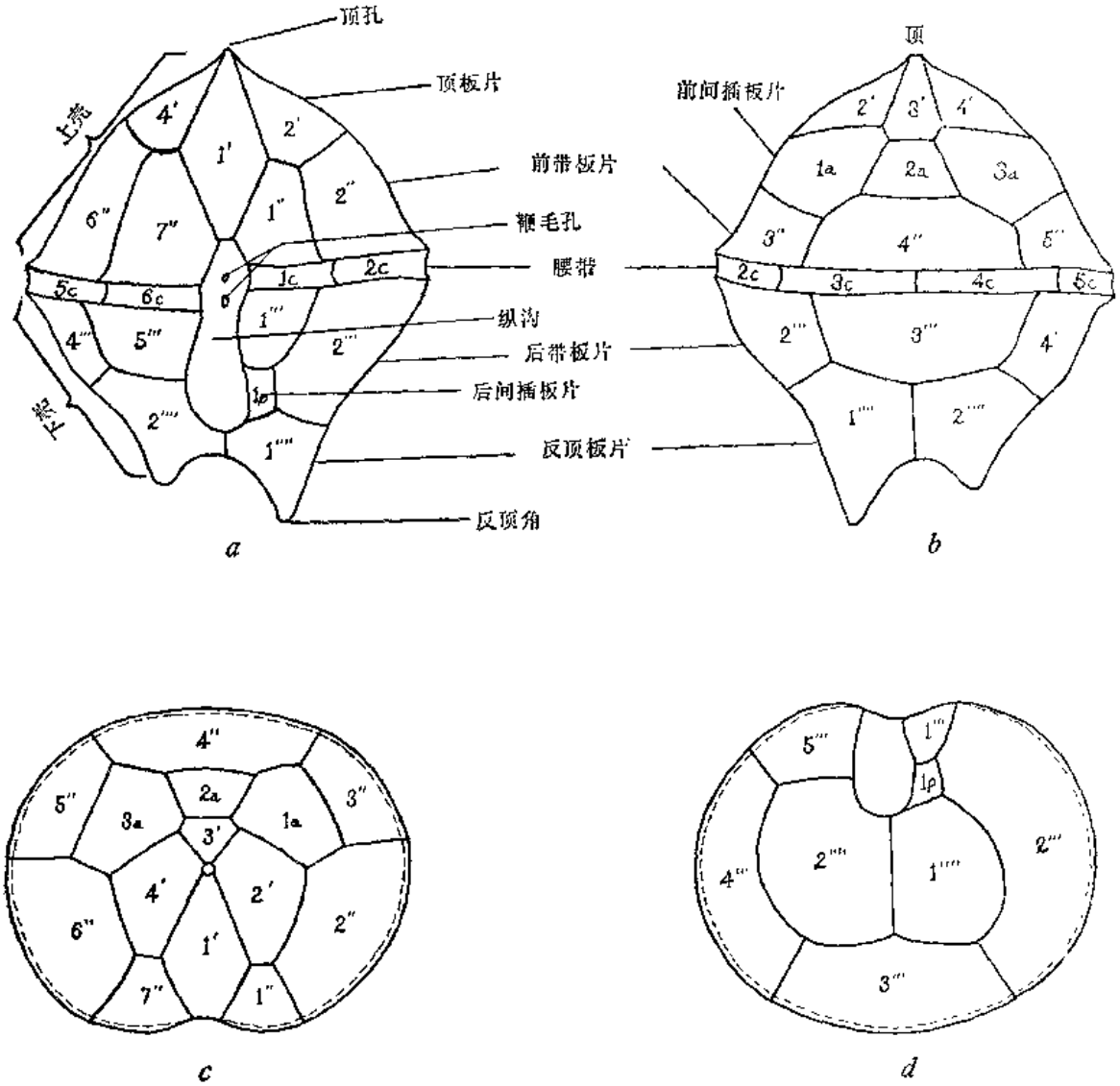


图 19—24 横裂甲藻纲的术语和板式

a —腹面观；b —背面观；c —顶面观；d —反顶面观

许多沟鞭藻除了能自由活动以外，还有一个包在囊内的静止阶段，即胞囊阶段。现代沟鞭藻胞囊的形成，可能和下列因素有关：1）不良环境的袭击；2）生命周期的休眠阶段；3）生殖阶段的一部分或 4）坚硬食物的“消化”时期。游泳阶段的具甲甲藻开始形成胞囊时，鞭毛脱落，母细胞内的细胞质浓缩并分泌一个化学上稳定的有机质薄膜的胞囊于甲内，甲的不太稳定的板片分解或瓦解，最后，胞囊的壁沿着固定的线破裂或总体瓦解，原生质逸出而宣告胞囊阶段的结束。目前多数研究化石沟鞭藻的学者，同意化石沟鞭藻主要为沟鞭藻的胞囊而非石化的运动沟鞭藻。道尼（Downie, 1966）并将化石胞囊分为三大类：1）贴近式（proximate）：胞囊形成时收缩最小，较能反映运动沟鞭藻的特征；2）收缩式（Chorate）：一般指刺球类，胞囊形成时收缩最大，往往具很长的刺状突起；3）空腔式（cavate）：胞囊形成时，外壁和内壁分离构成空腔者。这三种类型的胞囊可以和两大类化石沟鞭藻相对应。

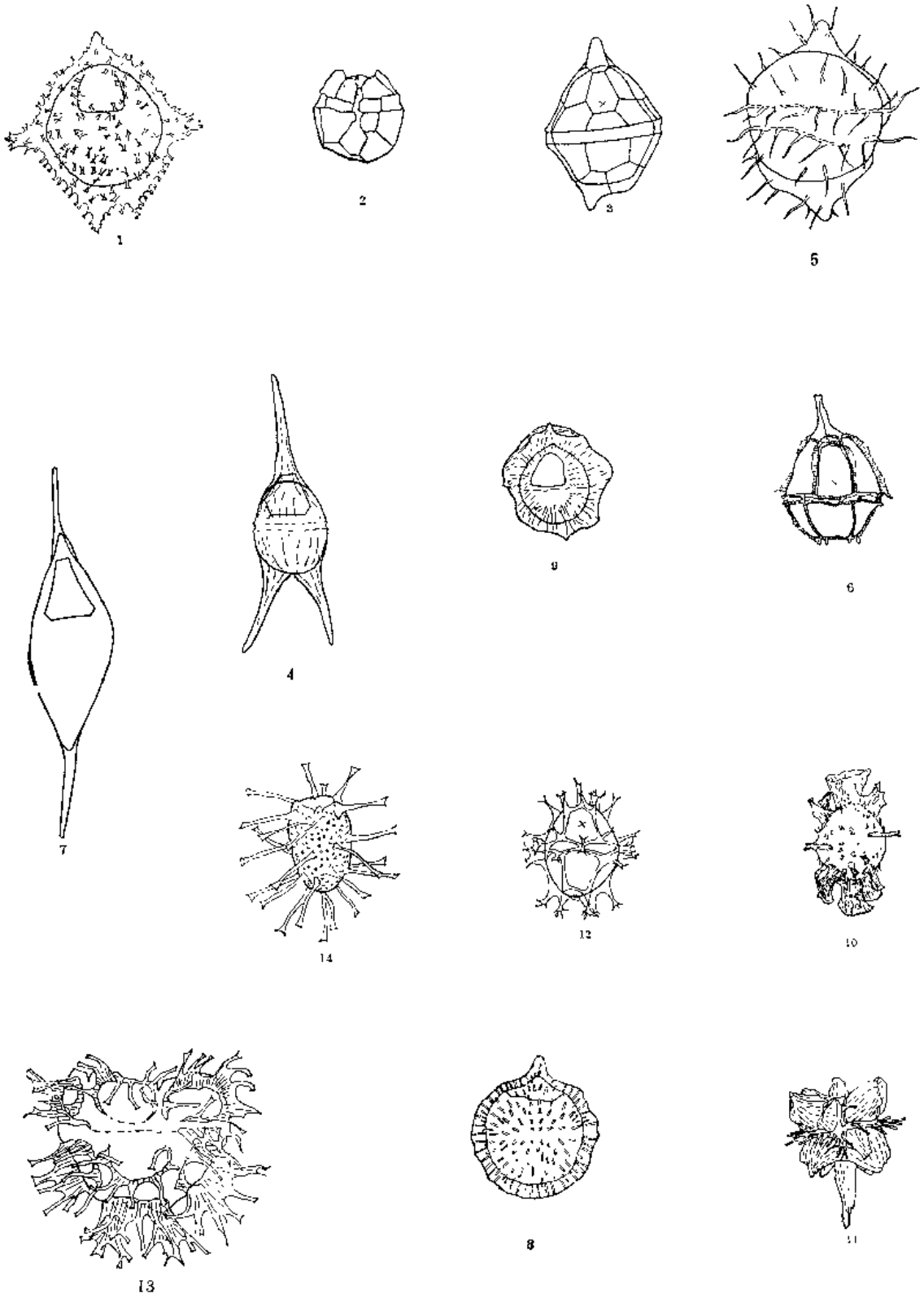


图 19—25　不同类型的化石沟鞭藻

1—8—不其突起的，9—14—具突起的"刺球类"

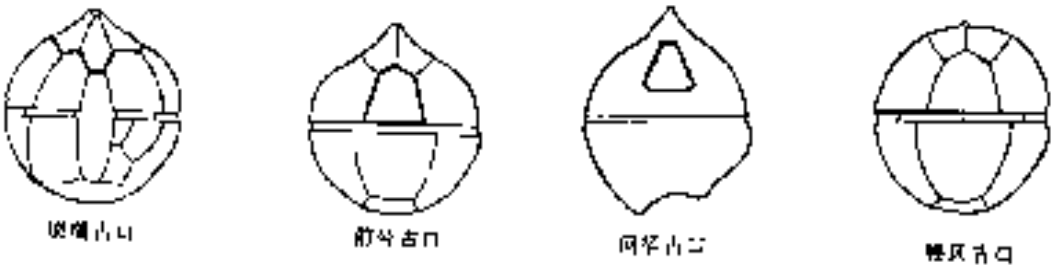


图 19—26 古口类型

总结起来，一般可以根据存在下列标志中的一个或多个识别化石沟鞭藻：1）横沟或腰带。有时表现为凹下的沟，板片或有或无；有时则以特殊的纹饰或突起显示横沟的位置。2）板式或由各种构造所反映的板式的痕迹。3）古口。近似多角形，往往和一块或一组板片的形状和位置相吻合。4）形状。典型沟鞭藻呈果状及近鼎状，具一个顶角和两个反顶角，有时加上两个腰带角，角的总数一般不超过五个（见图19—25）。

Deflandrea Eisenack, 1938（德氏藻）甲壳伸长，正角形至接近菱形，侧边常凹，具一个顶角和两个反顶角。有的角可退化。无板式。甲壳膜光滑或具小刺。具略深的横沟，也可缺失。有时在腹面的下壳上见纵沟。经常具一个球形的内体（图 19—27）。晚白垩世—早第三纪，发现于欧洲、澳大利亚、北美等地。我国渤海湾地区下第三系亦有发现。

Pentagonum Vozzhen., 1963（五边藻）甲壳轮廓五边形，边近平直，具一个顶角和相距较远的两个反顶角。壳壁膜薄，无特殊纹饰。横沟窄，赤道位置，环形。纵沟限于下壳，总不伸至下壳的后边缘（图 19—28）。早第三纪。我国渤海湾地区下第三系中也有发现。

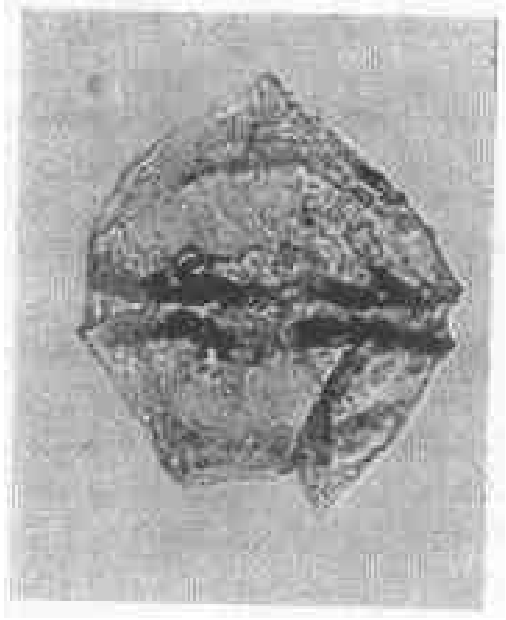


图 19—27 德氏藻（*Deflandrea*）

图 19—28 五边藻（*Pentagonum*）

Palaeohystrichophora Deflandre, 1934 Emend. Def. et Cookson, 1955（古刺藻）甲壳一般小，赤道位置上具一环形横沟，纵沟明显或不清楚。无板式。壳壁膜被不规则分布的刺或毛所覆盖，刺、毛刚直或柔弱（图 19—29）。晚白垩世—第三纪。我国发现于渤

海湾地区下第三系。

图 19—29 古刺藻 (*Palaeohystrichopora*)

化石沟鞭藻最早发现于德国的侏罗系，在世界各地晚白垩世第三纪地层化石丰富，属种增多，成为对比和划分地层的重要依据。我国化石沟鞭藻的发现和研究是近十年来随着石油勘探的深入而开始的，已现渤海湾沿岸地区、广西、广东、吉林、新疆等地的上白垩统及下第三系中发现了不少化石。沟鞭藻化石除用于划分、对比地层外，还可作为恢复古环境的依据。不同的环境（淡水、海水和半咸水）中生活着不同的沟鞭藻属种。化石沟鞭藻并非限于海相环境，但淡水的化石沟鞭藻很少发现，可能是海水种的胞囊较淡水种的更易于石化之故。沟鞭藻单一而大量出现时，几乎是海相环境的确实指示。沟鞭藻（含量）/孢粉（含量）的逐步增加往往意味着水体的加大和加深，或甚至于直接指示海侵的开始和进行，相反，该比值的逐步下降则往往和海退或水体的缩小相联系。

（四）疑源类（Acritarchs）

即起源不能确定的类别，埃维特（Evitt, 1969）称之为有机微体化石的实用主义的"垃圾箱"。包括许多形态、结构、纹饰变化不一而由一个有机质壳包围一个中央腔的单细胞微体化石。一般认为这类化石代表了多种起源的古生物组合，从元古代到较新的地质时期都有其代表，个体大小从数微米至150微米或更大。刺球类过去笼统被归入疑源类，近年来才把具沟鞭藻特征的刺球类从中分出。疑源类化石广泛分布于碳酸盐岩、燧石和细碎屑沉积物中。目前对其生态还知道得很少，似乎多数为海相浮游生物。

疑源类的表面构造一般分为两类：突起和隔板。突起是刺状到圆柱状的凸出物，顶端简单或分枝状，游离或彼此连结；隔板呈膜状，大致垂直于体表。此外，还有各种类型的小纹饰如颗粒、瘤、刺、柱等。

大多数疑源类外壁是单层的，有些在外壁内有一个分离的内体。和沟鞭藻不同，其外壁上没有古口，但有时能见到圆形或裂缝状破口的通孔（pylome）。

目前，对疑源类较通用的是道尼、埃维特和萨津特（Downie, Evitt et Sarjeant, 1963）的形态分类，整个分为十三个亚类，亚类下即为（形态）属，比较重要的亚类有六（图19—30）。

1）棘形亚类（Acanthomorphitae） 圆形至椭圆形体具放射状的刺状突起。古生代最常见。

2）多面亚类（Polygonomorphitae） 多角形或亚多角形体，从体的角上伸出少数（3—8个）中空的刺。为古生代岩石中最典型的类别。

3）球形亚类（Sphaeromorphitae） 简单圆形至椭圆形，外壁光滑或具小刺，单层，大小从十至几千微米。大多数产自奥陶系和志留系。

4）梭形亚类（Netromorphitae） 壳体伸长为梭形，两端圆或尖，外壁一层，光滑至粒状，有细小的纵向折叠。常出现于古生界的下和中部。

5）网面亚类（Herkomorphitae） 壁由圆球形体及带有薄隔板的外网所组成。分布于古生代至白垩纪的岩石中。

6）翼环亚类（Pteromorphitae） 球形至透镜状的体上有一个薄的赤道翼环，翼

环平滑或具波浪起伏，并有显著的放射状折叠。

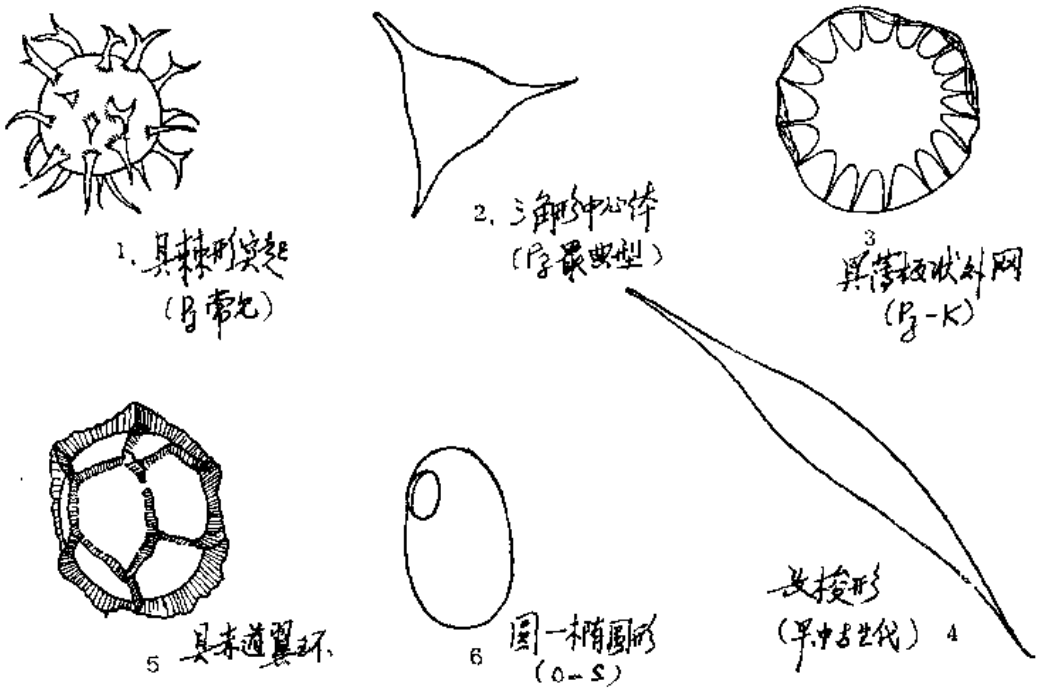


图 19—30 疑源类的主要类型

1—棘形亚类；2—多面亚类；3—网面亚类；4—棱形亚类；5—翼环亚类；6—球形亚类

六、绿 藻 门 (Chlorophyta)

（一）概述

绿藻是现代藻类中不仅属种最多，而且分布最广的一门。绿藻的显著特点在于：第一，它的色素与高等维管束植物相似，以叶绿素为主，其次为叶黄素和β一胡罗卜素，使藻体一般呈草绿色；第二，有能运动的生殖细胞及无性和有性两种生殖方式。

绿藻的细胞壁内层为纤维素，外层为果胶质。藻体多样化，有原始的单细胞类型，也有许多细胞集结而成的群体，更高一级的有丝状体、膜状体及管状体等（图19—31）。

绿藻能适应各种生活环境，海水、淡水和半咸水中均可生存，但90%为淡水产。现代生活于淡水的种类大多为微观的，少数肉眼可见，而海生者大部分非微体。海洋绿藻大多生活在海边中潮带的岩石上，某些附着的种可生长在海面下达100米深处。

（二）重要类别介绍

绿藻是古老的植物，远自寒武纪就开始出现，现代绿藻有12个目，其中仅3个目有重要的化石代表，而具有分泌钙质能力的仅2个科，即海松科和粗枝藻科，其化石十分丰富，在某些地方成为造岩的重要成员。

1．粗枝藻科（Dayscladaceae） 又名伞藻科或轮生管藻科，生活于热带温带海洋，以假根固着于海底岩石或其他物体上。原植体外形一般为圆柱状，也有棒状、球状、卵形、伞形，甚至不规则弯曲或缠绕等形态。原植体分叉或不分叉，有的分节，呈念珠

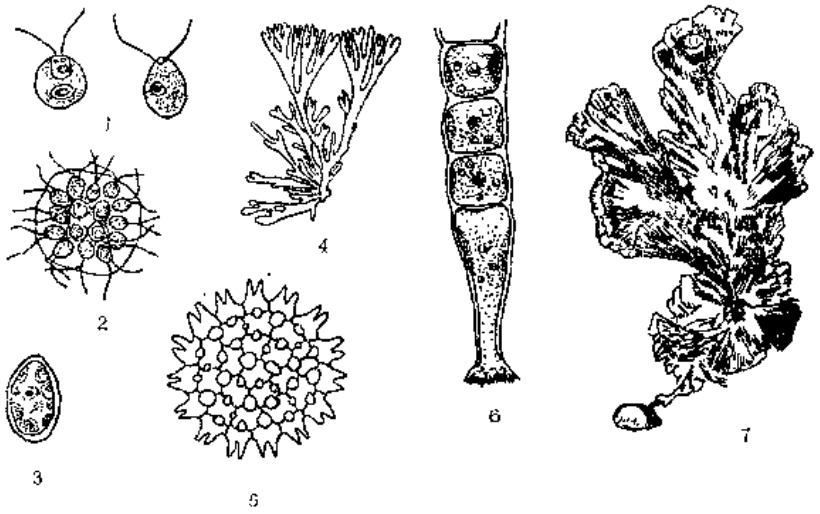


图 19—31　绿藻门的藻体形态

1—单细胞游动型；2—群体游动型；3—椭圆形群体；4—单细胞管状体；5—多细胞群体；6—丝状体；7—膜状体

形。藻体中央是一个直立的中轴（又名茎细胞或轴细胞），从轴上向四周辐射，生出许多侧枝，侧枝可以再分枝（图 19—32）。中轴为圆柱形、棒形、腰鼓形等。如原植体是分叉的，中央茎也分叉。生殖器官为孢子囊，呈球形、卵形或圆柱形，生在中轴内、次级枝上或二级枝间。藻体能分泌钙质，钙化作用一般通过两种方式进行：1）碳酸钙围绕中轴和侧枝沉淀，形成钙质外套。当藻体死亡后，软体腐烂分解，留下中轴和侧枝的铸模（图19—33）。2）从藻体表面向藻体内进行钙化，形成碳酸钙的鞘。这种钙化作用达不到初级枝和中轴，仅覆盖在侧枝的外部，保留成化石的少。

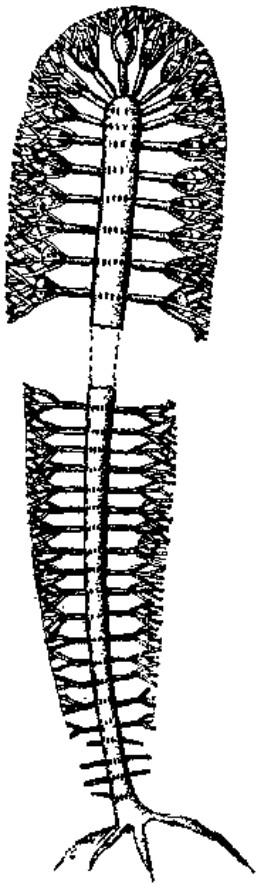


图 19—32　粗枝藻科的原植体

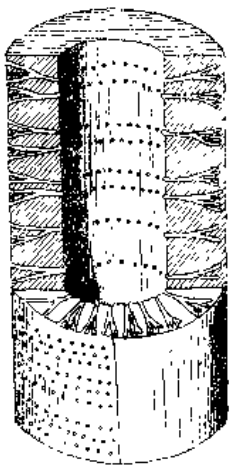


图 19—33　伞藻类钙质壳的一段

现代的粗枝藻类一般生活于平均温度为20℃或更高的海水中，对其最适合的环境是温暖、清彻、基质坚硬的浅海。其分布深度与光的强度和水的清彻度有关，从低潮线向下至90米都有，5—6米处最为繁盛。我国南海一带也长有这种藻类。目前总共剩下10个属，是一种趋于绝灭的孑遗植物，而在漫长的地质时期中，却经历了几个极盛时期（奥陶纪、二叠纪、中三叠世—侏罗纪），那时，不仅数量丰富，成为主要的造岩和造礁生物，而且种属繁多，迄今已发现的达100属以上，新属种仍不断发现。

Mizzia Schubert, 1908（米齐藻属） 原植体分节成念珠形，化石常为单个的节片，每个节片的内部中央呈腰鼓形。侧枝呈喇叭形，围绕中轴排列成规则交错的轮生体，其末端在外缘相互接触，在表面上形成蜂窝状（图19—34）。二叠纪。

Konickoporella Lee, 1912（圆锥孔藻） 藻体圆柱形，有时长得很大，可达50公分以上，是已知最大的一种粗枝藻属，可作为早石炭世维宪阶的标准化石（图19—35）。

2．海松科（Codiaceae） 又名松藻科，也是重要的造岩绿藻，为温暖的海生底栖植物。它从奥陶纪开始并大量出现，现仍存在。藻体外形为壳状、瘤状、直立分枝状等（图19—36）。内部由自由分枝的管状丝体交织而成一定外形的植物体。藻体的基部有假根，用以固着在海底岩石或其他生物体上。

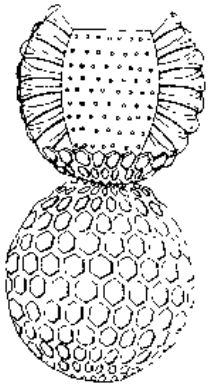


图 19—34 米齐藻
(*Mizzia*)

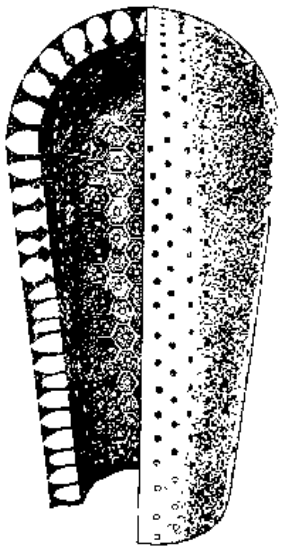


图 19—35 圆锥孔藻
(*Konickoporella*)

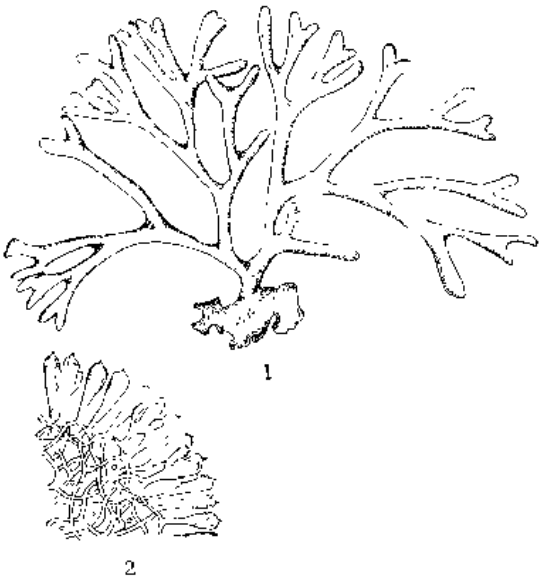


图 19—36 刺海松（*Codium fragile*）
1—藻体外形，2—藻体横切面观

现代海松大多不能分泌钙质，仅少数有此能力。一般幼藻体不钙化，成年阶段才从外表面成紧挨皮层之下开始逐渐向内进行钙化。在化石构造中，也是外部可见清楚的构造，向内逐渐模糊，中央部分常常充填清洁明亮的次生方解石，不显示任何原生的构造。

Ortonella Garwood, 1914（瘤体藻）原植体为小瘤或瘤状块体，每个瘤体由放射状分叉的管组成，管子直或稍呈波状弯曲，二歧分叉，分叉角约为40°。相邻管体分隔距离较宽，离中心的分叉距离几乎相等。管子横切面圆形，直径几乎相等（图19—37）。志留纪—晚石炭世。

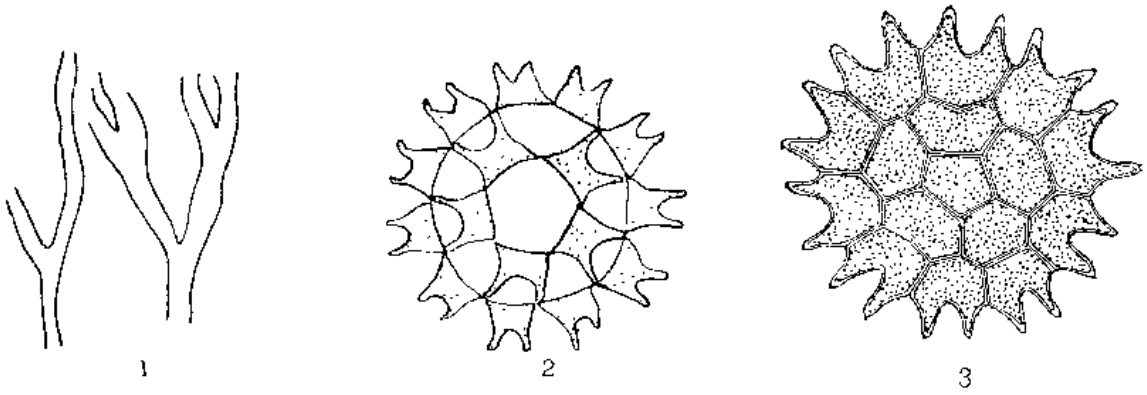


图 19—37

1—瘤体藻（*Ortonella*）；2、3—盘星藻（*Pediastrum*）

除以上两科外，最近在我国辽宁、河北、天津、山东近海地区以及广西百色盆地、广东三水盆地的下第三系中发现了不少属绿球藻目水网藻科的盘星藻（*Pediastrum*）(19—37)。它在现代陆地水体中分布极广，并且是湖泊、池塘、沟渠中的主要浮游藻类之一。藻体为多细胞的定形群体，常为星芒的板状体，单个细胞多角形，细胞数目有2、4、8、16、32、64或128个。

七、轮藻门(Charophyta)

（一）一般特征

藻体构造比较复杂，藻体高度分化，外形很象被子植物的金鱼藻（草），下有无色的假根固着于水底的泥砂中，上有直立而分枝的轴或“茎”、“茎高15—30厘米，分节和节间。“茎”的每个节上轮生有限生长的分枝，称为“叶”，“叶”腋中可以发生无限生长的分枝（图19—38）。

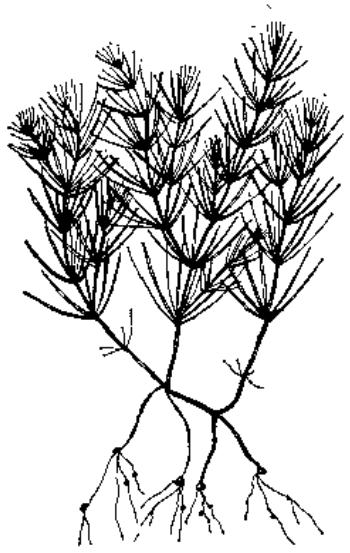


图 19—38 (*Chara fragifera*) ×2/3

轮藻的繁殖比较特殊，无性繁殖只有营养繁殖，不产生无性孢子，有性生殖全部为卵式生殖。繁殖器官分别称为藏精器（精囊球）与藏卵器（卵囊球），皆生着于短枝上，雌雄同体或异体。精卵器产生丝状体，丝状体上的每个细胞以后变态成具两条长鞭毛的精子。藏卵器内含一个卵细胞，卵细胞外有5个长管状细胞呈螺旋状环绕其上，组成藏卵器的外壁。每一管状细胞的顶端又各分割出一个小细胞，称冠细胞，集生于顶上，构成冠部。当卵成熟时，冠部各细胞间开裂，精子即由此等裂隙进入而受精。

轮藻所含色素成分和同化作用产物与绿藻门基本相同，故有人将轮藻作为绿藻门下属的一个纲，称为轮藻纲（Charophyceae）。

现代轮藻仅剩一个科七个属数百个种，主要生活于淡水水体，少数可在半咸水中生存，静水池塘、沟渠、湖泊、

稻田以及河流中都可发现。它们沉水生长，在清彻的浅水中大量繁殖，浑浊、动荡或水位常有变化的水体则不适宜它们生长。现代轮藻能够生活在温度差别很大的水中，既能在温泉中生长，又能生活于寒冷的冰水中。高山水体中也有轮藻。轮藻常喜生存于碱性水体中，但对 pH 值从 5 到略高于 9.6 的水体均能适应。

轮藻的整个藻体很难保存为化石，只有藏卵器因有钙化能力而易于保存。藏卵器的形状很多，有椭圆形、球形、柱形、卵形等。

（二）藏卵器的基本构造

为化石轮藻分类的重要依据，主要由以下几部分构成：

1．螺旋细胞　即包围受精卵的细胞，又称包围细胞。它的数目、螺旋的环数(圈数)及旋转方向（左旋、右旋、直立不旋）是轮藻化石分类的重要依据。螺旋细胞的钙化程度一般与发育阶段有关，成熟的藏卵器钙化程度较高。但对某些属种来讲，它的钙化程度是稳定的，这样，钙化程度在鉴定上就有一定价值。钙化好时，螺旋细胞凸起，称为细胞脊，钙化不好时、螺旋细胞下凹，形成细胞沟。相邻两个螺旋细胞相接触处称缝合线，钙化好时，缝合线凹下，形成细胞间沟，钙化不好时，缝合线凸起形成细胞间脊。

2．顶部构造

1）具顶孔的类型，古老的轮藻，藏卵器的包围细胞在顶部不聚合，留下一个顶孔。

2）无顶孔的类型　螺旋细胞在藏卵器的顶部会聚，有的形成顶周薄弱带，螺旋细胞末端扩成梅花形突起；有的螺旋细胞正常聚集不形成梅花形突起。

3．底孔和底板（塞）　为藏卵器底部着生于枝上的小柄插入之处（图19—39）。底孔多呈五角形，常具五角漏斗状外口。底孔里有底板。底板形状十分多样，有薄板状、截顶五角锥状、柱状等等。

图 19—39　轮藻藏卵器的底孔、底板和盖子

4．纹饰　螺旋细胞的表面有瘤状突起、横棒状突起等。

5．外壳　中生代的一些轮藻，其藏卵器被包裹在由营养枝和叶缠绕、愈合形成的外壳中。外壳结构奇特，是某些中生代轮藻分类的重要依据。

（三）分类及化石代表

根据螺旋细胞旋转的方向，轮藻化石可分为三个目：

1．直立轮藻目 (Sycidiales)

Sycidium Sandberger, 1849（直立轮藻）藏卵器呈球形或椭圆形，包围细胞有16、18甚至20条，直立而不旋转，成子午线向排列，每行细胞再横向分裂形成网格状小坑或突起。本属在北美发现于泥盆纪至早石炭世早期地层，西欧及苏联列宁格勒附近盆地泥盆纪，中国云南、四川和广西中泥盆世地层中均有。一般可作为泥盆纪的标准化石（图19—40）。

2．右旋轮藻目 (Trochiliscales)

Trochiliscus Karpinsky, 1906（右旋轮藻）藏卵器微小，球形或椭球形，有7—11个向右旋转的管状细胞（图 19—40）。本属在北美泥盆系、西欧及苏联俄罗斯地台泥盆系中常与直立轮藻共生。中国过去未曾发现右旋轮藻。直到1976年湖南石油队首次在下第三系中发现该属，据化石的特征及保存情况来看，应属再沉积的产物。1977年武汉地质学院在

广西泥盆系印堂组中再一次发现此属，化石保存较好。

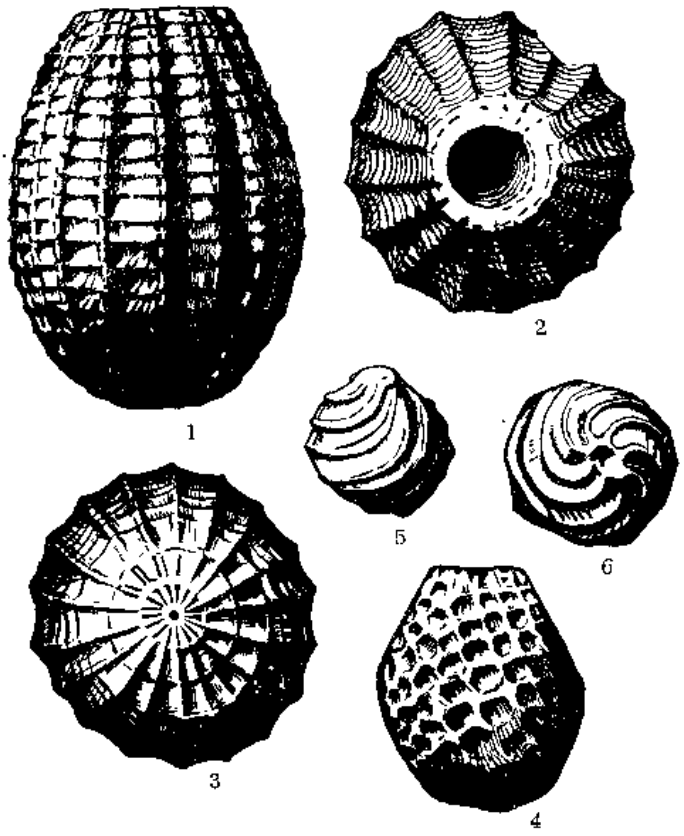


图 19—40 泥盆纪的轮藻

1—4—直立轮藻（*Sycidium*）1、2，×20，3、4，×36；
5—6—右旋轮藻（*Trochiliscus*）×50

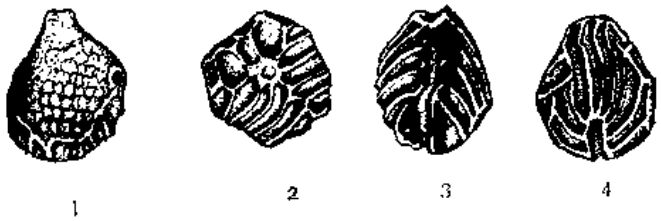


图 19—41 哈氏扁轮藻（*Flaaeilochara harrisi*）×30

1—部分脱落的外壳；2—顶视；3、4—侧视

3．轮藻目（Charales）

Flabellochara L. Grambast, 1959a（扇形轮藻）外壳的外构造层具两组侧扇结构。每一组侧扇系由一个中央底细胞和其顶端向上呈扇形发射的长细胞构成。两组侧扇的交接处，常被侧纵沟所分开。内具疣层，疣层上发育着许多疣状突起。藏卵器一般呈卵形，上部收缩成短颈，具顶孔（图 19—41）。早白垩世。广泛分布于美国、西欧及我国江苏、浙江、青海、内蒙古、江西、湖南、云南等省早白垩世陆相地层，可视作标准化石。

Euaclistochara Z. Wang et-ael, 1977（真开口轮藻）藏卵器球形或卵形，具顶孔不具外壳。近顶部不同程度地收缩，有时呈宽颈状，顶部平，底部圆；螺旋细胞凹，通常细胞间脊尖锐，螺旋环较多，延伸至顶周后，向内下方弯曲，形成高起的边缘和顶部凹陷，顶心有一小顶孔；底孔小，无外部凹陷（图19—42）。发现于中国、美国、德国、意大利中侏罗世—早白垩世。

Tectochara L. et N.Grambast（有盖轮藻）藏卵器不具顶孔和外壳，由五个向左螺旋的细胞组成，呈亚卵形、卵球形或椭球形，顶部平至宽圆。螺旋细胞钙化好，在顶周明显变窄并变薄，形成顶周凹陷；在顶心，螺旋末端

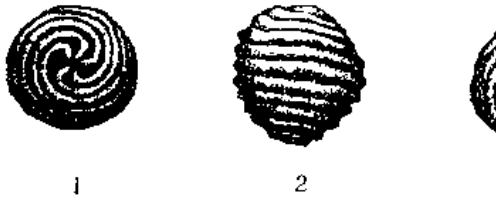


图 19—42 禄丰真开口轮藻
（*Euaclistochara lufengensis*）

1—顶视，2—侧视，3—底视

图 19—43 梅里安有盖轮藻
（*Tectochara meriani*）

1—顶视，2—侧视，3—底视

加宽加厚，形成梅花形突起。底孔具明显的五角形漏斗状外口。底板薄，碟形（图19—43）。晚白垩世至第四纪，分布于中国、欧洲、南美，以上第三系中最为繁盛。

轮藻化石一般长宽不足1毫米，最大者也不超过2毫米，最小者仅0.2—0.3毫米。常保存于泥灰岩、钙质页岩和泥质粉砂岩中，一般太粗和太细的岩石中均不易保存，它往往和介形虫、双壳类及腹足类等动物化石共生，野外采集时应特别细心，用放大镜观察如看到岩石中有介形虫时，就应多采标本。

轮藻化石最早出现于晚志留世，以后各地质时期均有，中间经历了几个比较繁盛的时期：中泥盆世；中晚三叠世；早白垩世和早第三纪。繁盛于中泥盆世的主要为直立轮藻和右旋轮藻，以后则左旋的轮藻趋于繁盛，在早第三纪达到顶峰。从晚第三纪起，轮藻植物开始衰退，至今只残存七个属。

八、红藻门(Rhodophyta)

（一）概述

本门是构造比较高级的藻类植物，以具特殊的色素和有性生殖作用区别于其他藻类。红藻植物除含叶绿素、叶黄素、胡罗卜素和藻蓝素外，还含有占优势的藻红素，因此大多呈一种特殊的红色。食用紫菜（*Porphyra*）即为本门的一个属。红藻门的生殖有无性和有性两种，在整个复杂的生活史没有带鞭毛的游动细胞。有性生殖都是卵式生殖，过程非常复杂，在藻类中很特殊，是高级、进化的表现。

现存的红藻约500多个属近4000个种，仅12个属50个种生活于淡水，淡水种的大多数限于急流、瀑布以及寒冷而湍急的山溪、水闸等空气流通的水体中。绝大多数属种是海产的，分布范围很广，主要产于澳亚地区热带和温带海洋，极小部分生长于极区海中，其地理分布通常和海洋的表面温度有密切关系，从两极向赤道，随着海水表面温度的增加而变化其种类。约34%生活于北半球温带海洋，22%生活于热带海洋，44%生活于南半球温带海洋。多数生长于低潮线附近或潮下带，但水清的海区可生长在低潮线以下30—60米，甚至可达200米深的海底。正常情况下营固着生活，一旦脱离基质便死亡。红藻大多不喜强光，为“阴性植物”，但少数种类如紫菜，又为“阳性植物”。

化石红藻过去一直公认最早出现于奥陶纪。我国红藻化石的系统研究在近廿年才开始，先后在四川、陕西、贵州、辽宁和苏北等地的二叠系和震旦系，旅大、山东及珠峰地区上白垩统及下第三系中发现了不少我国特有的化石，尤其是震旦纪晚期地层中发现的可靠的红藻化石，既打破了“红藻化石最早出现于奥陶纪”的旧概念，又为我国震旦纪晚期地层对比提供了古生物依据，并为藻类演化和红藻起源的研究提供了重要线索，在古生物学上具有一定的意义。

（二）藻体形态

总的比较复杂，单细胞的极少，仅有二、三个属中的某些种，群体的种类也不多，绝大多数是多细胞体，大都是由许多丝状体组成的圆柱状或膜状藻体。复杂的丝状体有单轴型和多轴型之分。单轴型具单一的中轴丝，由中轴丝向各方向生出侧丝形成皮层，如对丝藻（*Antithamnion cruciatum*）（图19—44）。多轴型是由许多中轴丝体组成的中心髓部，由它向外生出侧丝，被以胶质外围，很象由薄壁细胞组成的皮层，如节夹藻（*Lomentaria*

hakadatensis）（图 19—45）。红藻藻体有圆柱形、叶片状、分枝或不分枝状以及皮壳状等外形。

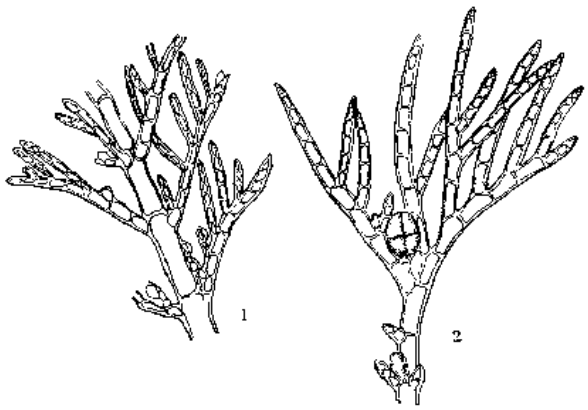


图 19—44 对丝藻（*Antithamnion cruciatum*）
1—示单轴型藻体；2—示四分孢子囊枝

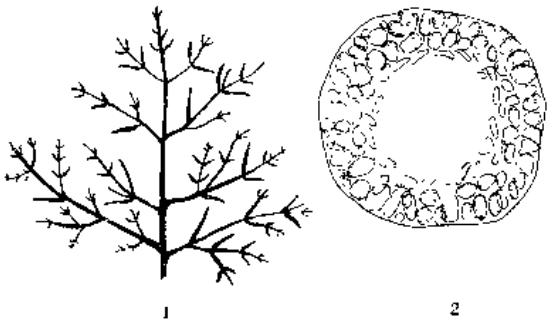


图 19—45 节夹藻（*Lomentaria hakadatensis*）
1—藻体外形；2—藻体横切面

（三）分类及重要科的介绍

现代红藻的分类，大部采用希氏（Schimitz, 1889）的分类标准。红藻门包括一个纲—红藻纲(Rhodophyceae)，下分两个亚纲：真红藻亚纲(Florideae)和紫菜亚纲（Bangioideae)。最重要的化石红藻为真红藻亚纲中的珊瑚藻科和管孔藻科。近年来，在我国南方震旦系中发现了大量已绝灭的红藻化石，并建立了一个新科一套管藻科。

1．珊瑚藻科（Corallinaceae）包括现代所有分泌钙质的红藻。碳酸钙沉淀在细胞壁之间，使藻体强烈钙化为本科的特征。最早出现于晚古生代，到白垩纪爆发式地大发展，新生代和现代成为重要的造礁生物，是形成珊瑚岛的主要成分，而珊瑚虫只是次要成分，已知化石有九个属一百余种。

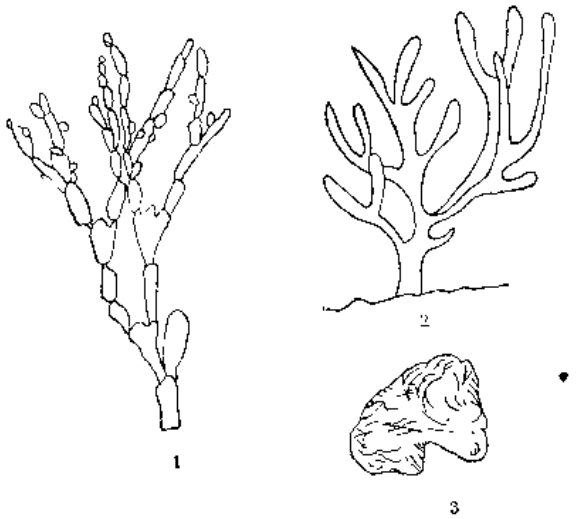


图 19—46 珊瑚藻科的外部形态
1—分枝分节；2—分枝状；3—皮壳状

珊瑚藻科的外部形态有皮壳状、分枝状等，枝分化成节与节间，节部由多轴丝组成，

节间宽而钙化（图19—46）。

珊瑚藻类的基本构造有下叶状体、边叶状体和生殖巢三部分。在皮壳状珊瑚藻中，下叶状体组成植物体的基部，称为基部下叶状体，边叶状体位于基部下叶状体之上。在分枝状珊瑚藻中，下叶状体在枝的中心部分组成髓部（图19—47）。珊瑚藻由孢子产生，在孢子囊中发育。除个别属的孢子囊呈透镜状，分布于组织之中外，其他属的孢子囊都聚集在生殖巢中。生殖巢有两类：1）单孔类型：生殖巢顶端中央只有一个大口孔作为孢子的排泄孔；2）多孔类型：生殖巢顶端有许多口孔作为孢子的排泄孔（图19—48）。

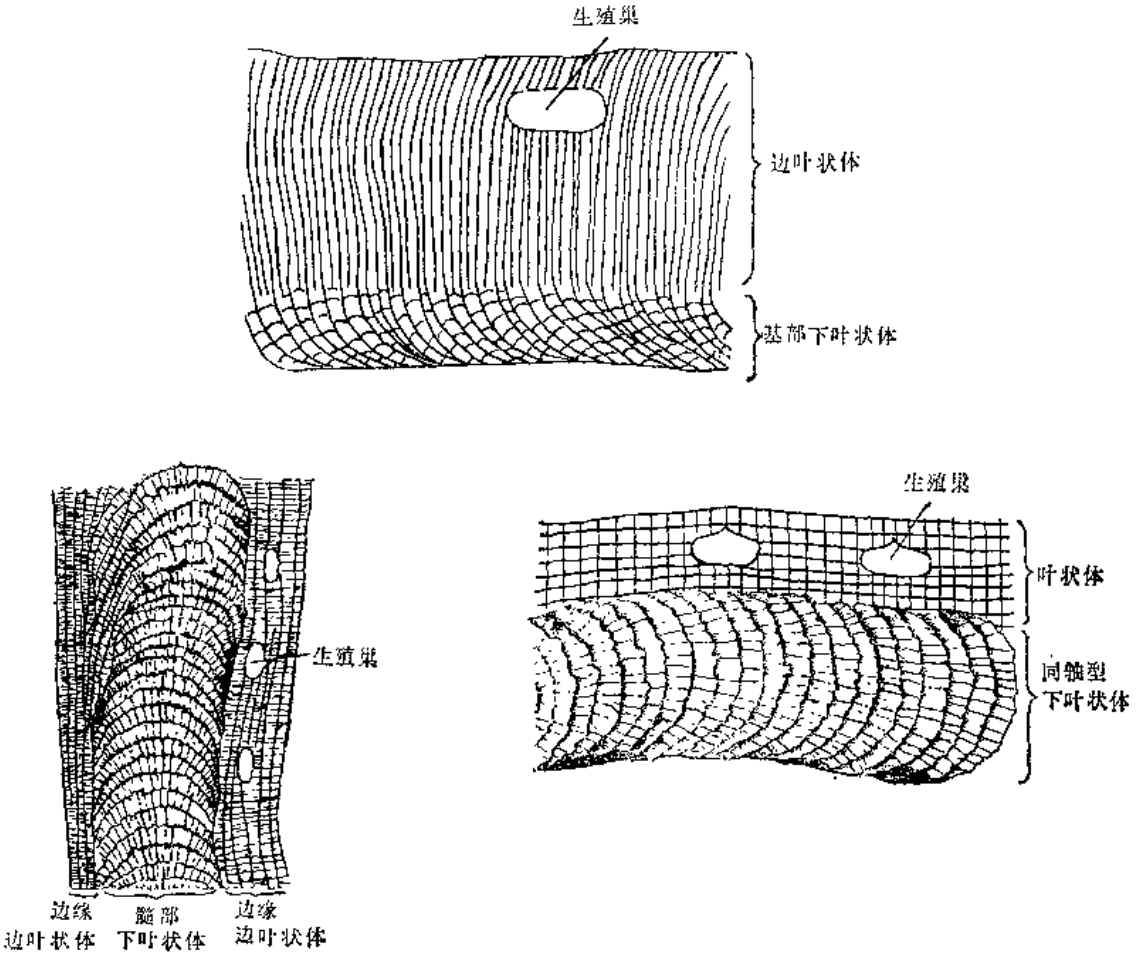


图 19—47　珊瑚藻类的基本构造

Archaeolithothamnium Rothpletz, 1891（古石枝藻）藻体呈皮壳状、瘤状或短分枝状。叶状体由下叶状体和边叶状体构成。通常下叶状体比边叶状体薄。孢子囊呈透镜状或层状分布于组织之中（图19—49）。侏罗纪—现代，在晚白垩世和始新世达到极盛。

2．管孔藻科（Solenoporaceae）为已绝灭的海生藻类。大部分为瘤状块体，少数呈皮壳状，分枝类型很少。内部由许多紧密排列的辐射状或分枝状的纵长细胞系列组成，与珊瑚藻科相似。有趣的是有些中生代的管孔藻标本带有红色或粉红色，在强光下迅速褪色，这一特点与现代红藻相似，因此公认它是与珊瑚藻科有关的一种红藻。与珊瑚藻科区别的是：1）细胞直径比珊瑚藻科的大得多。细胞的横切面呈多角形，极少为圆形，而珊瑚藻科的细胞横切面呈矩形或圆形；2）管孔藻科细胞线体中分隔细胞的横隔壁发育很差，有

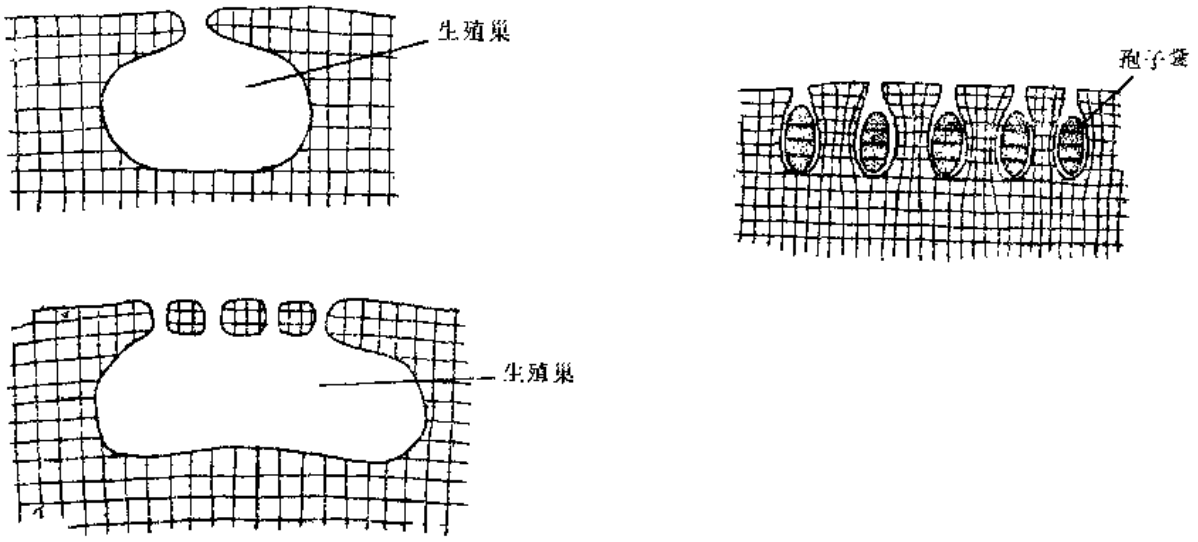


图 19—48 珊瑚藻类的生殖构造

的几近缺失；3）细胞组织比较简单，几乎没有什么分化，不象珊瑚藻科在正常情况下分异为下叶状体和边叶状体两部分；4）管孔藻科一般没有象珊瑚藻科那样的生殖器官—串珠状的孢子囊和椭圆形的生殖窝。有人推测，可能由于其生殖器官长在藻体表面，未能钙化保存。总之，管孔藻科的结构要比珊瑚藻科原始，出现时代也较珊瑚藻科早，在震旦纪已有不少代表，奥陶纪开始繁盛，中生代晚期大大衰落，中新世绝灭，而珊瑚藻科则从侏罗纪后才大量出现，到新生代达到全盛。因此，推测管孔藻科是珊瑚藻科的祖先，并且已经发现了两者之间的过渡类型，所以，这种推测不是没有依据的。

管孔藻类常与海绵、四射珊瑚、层孔虫、苔藓虫、腕足动物和有孔虫等化石共生，指示其为正常浅海的底栖生物，在温暖动荡的水中最为繁盛。

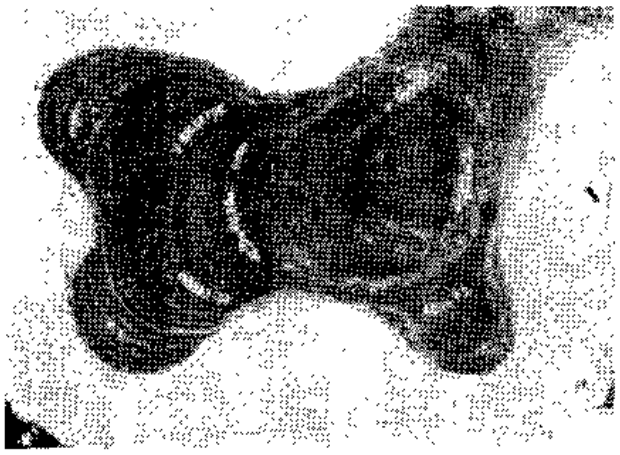


图 19—49 古石枝藻（*Archaeolithothamnium*）

图 19—50 管孔藻（*Solenopora*）

Solenopora Dybowski, 1878（管孔藻属）瘤状块体。细胞线体垂直或稍呈放射状伸展，线体中横隔很不显著，间隔宽，分布不规则或缺失（图19—50）。奥陶纪—白垩纪。

3。套管藻科（Manicosiphoniaceae）为已绝灭的藻类，常与蓝藻化石共生，固着在岩屑或其他藻体之上或着生在藻灰结核周围。在生长方式上，常表现出由下向上呈辐射生

长的趋势，具明显的向阳习性。

化石为丝状体，细而直，由一系列竹杆状外形的管状细胞相互套叠而成。通常上部管状物的开口端套叠在下部管状物闭合端之上。在套叠处，两层壁重叠的地方常保留有明显的空隙。细胞壁横断面六边形，纵断面梯形（图 19—51）。丝状体中的细胞不等大，常连续分裂几个短的细胞后，接着分裂一个较长的细胞，和珊瑚藻科的“节和节间”结构有些相似，可能是一种原始的“节”和“节间”。和珊瑚藻科一样，本科化石极度钙化。总之，从以上结构看，本科或许是一种与珊瑚藻科有一定亲缘关系而在藻类进化过程中迅速绝灭的一个分枝，故暂归入红藻门。分布于我国西南震旦系灯影组。

Manicosiphonia Tsao et Zhao, 1978（套管藻），单列丝状体，直，有时似微弯，宽度稳定或稍有变化，多数不分叉，少数二分叉，丝状体单个生长或彼此呈放射状排列。丝状体直径通常为 0.07—0.40 毫米（图19—52）。

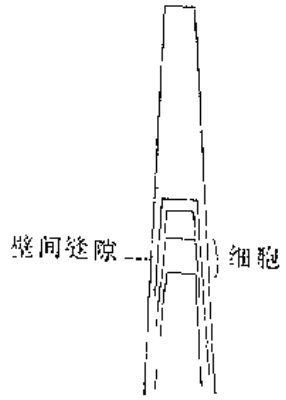


图 19—51　套管藻科丝状体纵断面结构

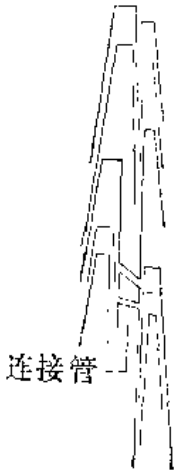


图 19—52　套管藻（*Manicosiphonia*）

九、叠层石（Stomatolites）

（一）概述

叠层石一语为科尔柯乌斯基1908年所创，用以表示一种细致而大致成扁平的具层理的组织。他认为这种叠层石是由古代的低等植物在它们的生命活动时形成的。1914年沃尔科特（Walcott）经过仔细研究后，认为叠层石的形成主要由于藻类活动的结果。1933年布莱克（Black）首次报导了两个现代藻类群叠层石的形成是物理沉积和薄层生长交替进行的结果。最近不少学者研究现代叠层石后得出的结论是：叠层石是在某些环境中由于各种不同的物理、化学以及生物作用所造成的。亦即叠层石的形成有生物因素和自然因素两方面的原因。一方面有具粘液质的藻类，主要为丝状蓝（绿）藻和绿藻的复杂组合，其间混有少数真菌类，晚期可能有红藻；另一方面有沉积颗粒，藻类捕获和粘结沉积物颗粒而形成叠层石。有人发现，在白天，一种藻向上生长，捕获和粘结沉积物颗粒；到晚上，另一种藻水平地生长，从而把沉积物颗粒牢固地系住（图 19—53）。因而，叠层石的基本层是由一个微粒层和一个有机质层组成，并以24小时为沉积周期。

目前，对叠层石的研究着重于两个方面：一是偏重于把它作为一种生物化石，用来划

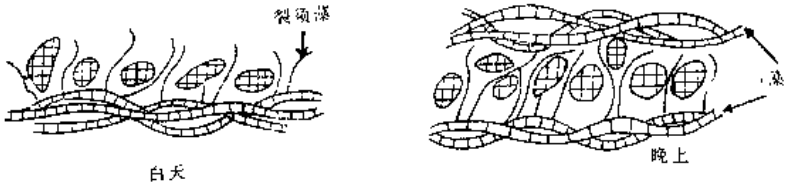


图 19—53 示现代叠层石的形成

分和对比前寒武纪地层，据目前研究，应用叠层石来划分、对比地层最好限于某一地台或某一地区。因为藻类演化很慢，叠层石演化也不快，而且受环境密切控制，如果将叠层石作远距离对比，可能会引起极大的混乱；另一是偏重于把叠层石作为一种生物—沉积构造，用它来研究古地理环境。

叠层石最早发现于南非的太古代地层（大约27亿年前），晚元古代（大约16.5—6.5亿年前）最繁盛，奥陶纪中期以后突然衰减，特别是对比地层上较为有效的柱状叠层石，中奥陶世以后不再出现，只有层状、圆面包状和瘤状的叠层石延续至现代。

（二）分类及化石代表

从生物地层观点出发，主要根据它本身的外形和层的微细结构分类。实际上是把它当作一般的生物化石看待，采用二名法。参与形成同一叠层石的，常常不是一种藻或一种菌，且内部的细胞构造又常没有保留下来，故只能算形态分类。分类单位采用“群”或“族”(Group) 和“型”或“类”(Form)。叠层石本身的形态和基本层的结构特征是群（相当于形态属）的分类依据，微细结构（包括细胞、生物组织）是型（相当于形态种）的分类依据。主要的分类特征简述如下（见图19—54）：

1．叠层体形态：水平层状、球状、瘤状、圆面包状、柱状等。单个柱体的形态又有圆柱形、亚圆柱形、杯形等。柱体大小以其直径表示，从0.12米至2米，有的变化较小。

2．分枝情况：

不分枝柱体—单柱体

分枝柱体
- 平行分叉的（假分叉）：子柱体与母柱体平行，分枝后总宽度不变。
- 射平分枝的（真分叉）：分枝后总宽度加大，子柱体在基部呈放射状展开，然后变为平行，有的则继续与母柱体成一角度。

3．层（基本层）的形态特征：基本层即构成叠层石交替出现的明暗层理，是叠层石的基本构造单位。一个亮层和一个暗层构成一个基本层。层的弯曲形式有平的叠层、波浪起伏层、不规则层和向上隆起的（穹窿状层）等。

有的柱状叠层石，基本层的边缘顺柱体下延，接触到前一个基本层的边缘，这时，叠层石体就具侧壁，若基本层继续向下延伸，叠层石体就具多层壁。具有侧壁的叠层石体侧表面光滑、平坦。无侧壁的基本层的边缘参差不齐，有时突出于外，形成檐。大多数柱状叠层石具有向上隆起的层，中央厚而边缘薄，有些类型中央部分显著加厚而边缘突然减薄，形成一个中央轴带。

4．层的微细结构 基本层中暗色斑纹的大小、数量、排列方式称为叠层石的微细结构或称纹理，有条带状、线状、凝块状等。

Conophyton Maslov, 1937（锥叠层石）不分叉的柱状叠层石。基本层为锥状，其中

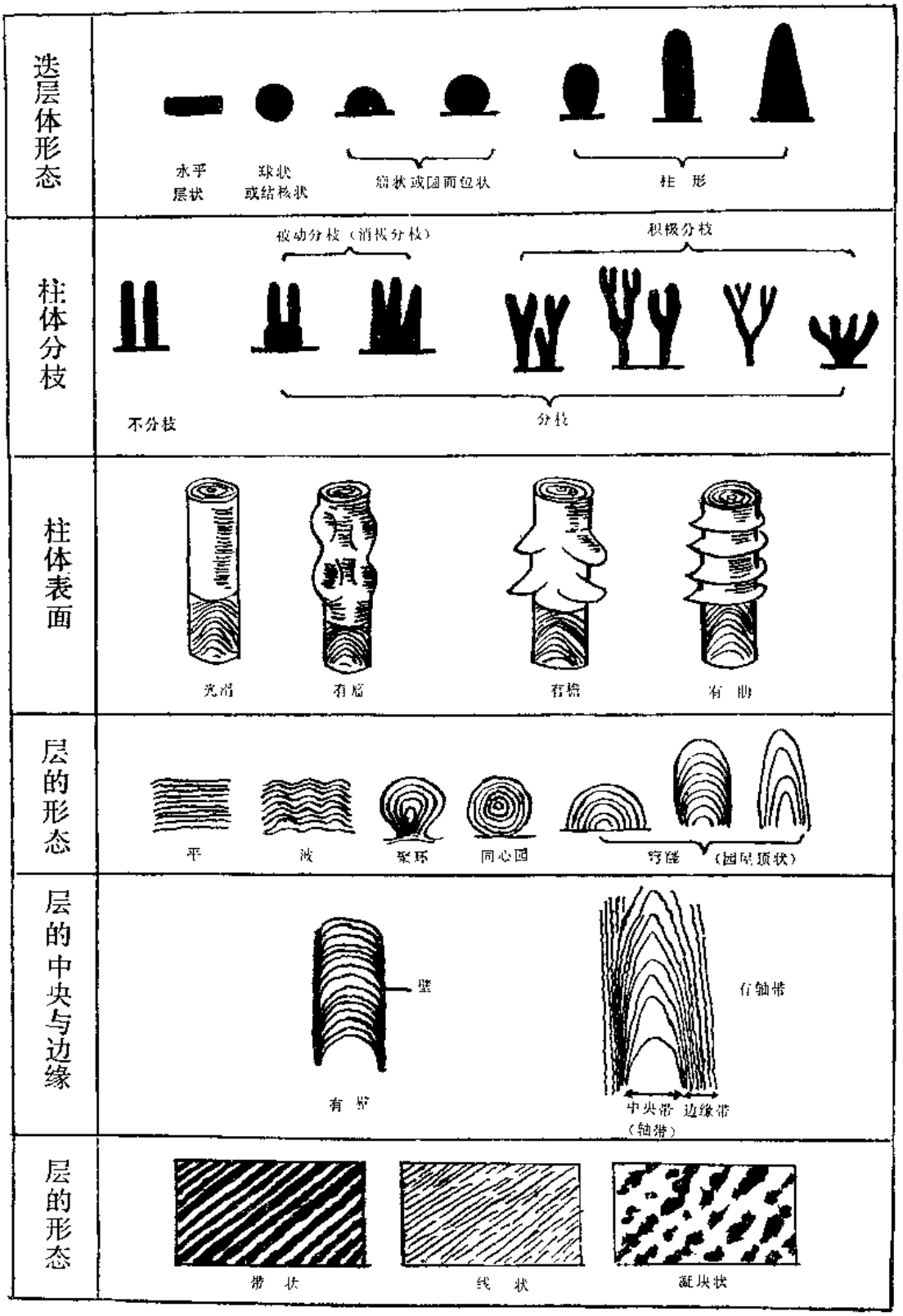


图 19—54　叠层石的主要分类特征图解

央的厚度显著增加，出现一个明显的中央轴带（图 19—55）。我国震旦系北方的蓟县群、南方的昆阳群和苏联的里菲系均有发现。

Kusiella Krylov, 1963（喀什叠层石）分叉的柱状叠层石，柱体亚圆柱形，横切面不规则，通常向上分为几个形态相同而彼此平行的小柱体。基本层穹窿状、檐对称，呈环状，多少是等距离的（图19—56）。地层分布同锥叠层石。

Chihsienella Liang et Tsao, 1974（蓟县叠层石）分叉的叠层石。柱体呈规则的圆柱体或扁圆柱体，平行排列。分叉少，一般两个平行排列的柱体在生长过程中连在一起，然后分成三个平行排列的子柱体。侧壁清楚，较光滑。基本层密集，呈规则的弧形（图19—57）。产于我国河北蓟县震旦系铁岭组上部。

图 19—55　锥叠层石（*Conophyton*）

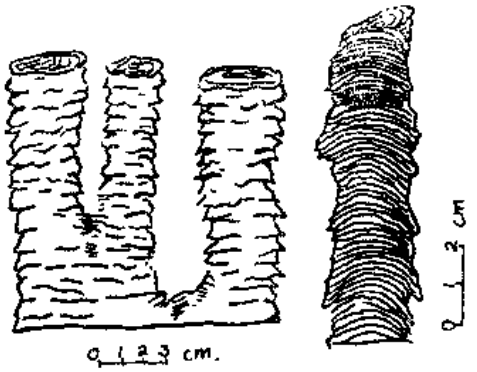


图 19—56　喀什叠层石（*Kusiella*）

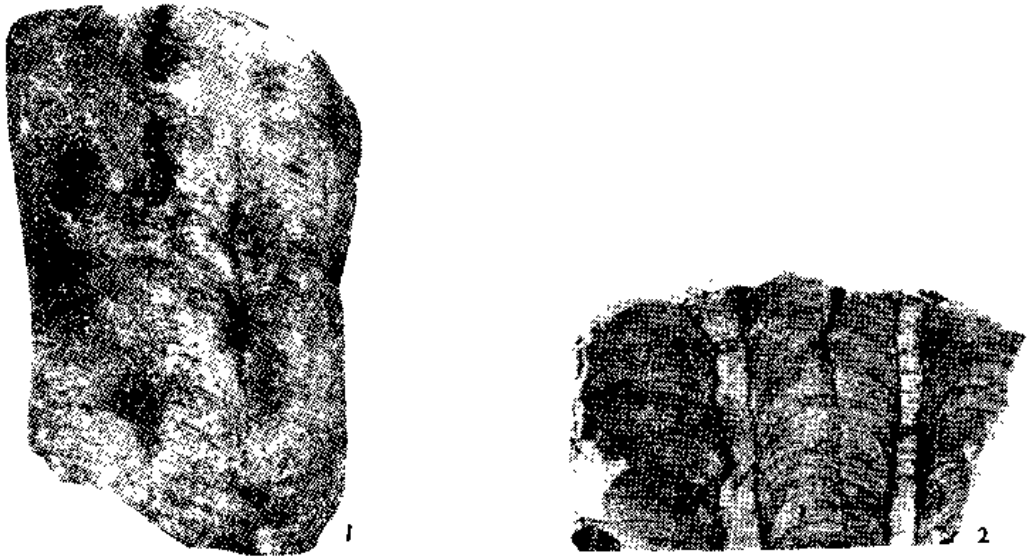


图 19—57　蓟县叠层石（*Chihsienella*）

十、苔藓植物门(Bryophyta)

苔藓植物是高等植物中形体小而结构最原始的类群，有的呈匍匐于地面的叶状体状，大多数有茎、叶之分，无真正的根。"维管束"极简单，无真正的木质部和韧皮部，在孢子

体中甚至消失。世代交替明显，在整个生活史占优势的是配子体世代，叶状体或为具叶的小茎。孢子体不发育，不能独立生活而寄生在配子体上，孢子体实质上就是一个位于雌配子体枝顶端的孢子囊，称为孢蒴，有帽状的盖。同孢。

按照植物体分化程度分为苔纲（Hepaticae）和藓纲（Musci）。苔纲的植物体大多呈叶状体状，如*Marchantia*（地钱）（图19—58）。藓纲的植物体常分化为茎和叶，如*Sphagnum*（泥炭藓）（图19—59），它们各再分为若干目。

苔藓植物有人认为自裸蕨纲中孢子体退化的类型发展而来，也有不少人认为它起源于配子体世代特别发育的绿藻，它是陆生植物中的一个侧枝。最早的苔藓植物化石遗体发现于石炭纪或泥盆纪晚期，可能属于它们的孢子化石记录则可追溯至奥陶纪，但它们在较早的地史时期中从未占有显著地位。自第三纪起苔藓植物却广泛发育，并成为泥炭沼泽的主要组成部分。现代苔藓植物广布于全球各地，但以潮湿地区最繁盛，如在热带雨林区中成为附生植物复于其他植物的树干、枝条和叶上；在寒冷的森林土壤上形成丛密的垫状物或高山苔原带，如我国东北长白山区的高山苔原带。藓类在沼泽区成为占绝对优势植物而形成泥炭。

苔藓植物化石发现很少，一般呈叶状体形态的植物，常名之为*Thallites*（似叶状体），可能属于苔藓植物门，但也可能为藻类或蕨类植物。

图 19—58 *Marchantia polymorpha* 的雌性配子体
现代

图 19—59 *Sphagnum palustre* 植物体的全形
顶端具有孢子体，现代

十一、蕨类植物门 (Pteridophyta)

蕨类植物门是以孢子繁殖的陆生高等植物，具有陆生植物生存必需的输导系统—维管束，除裸蕨纲外，都有根、茎、叶之分。孢子囊产生同形或异形孢子。

蕨类植物的世代交替明显，无性世代的孢子体与有性世代的配子体彼此独立。孢子体占优势，形体大；配子体则幼小，对环境的适应性差（图 19—13,2）。有性生殖过程中，精子必需在有水的条件下才能游动至颈卵器内与卵结合，所以，除少数外，蕨类植物只适应于潮湿的环境。

按照孢子体的形态、结构，孢子囊的结构和位置，本门分为四纲，即裸蕨纲、石松纲、节蕨纲和真蕨纲。也有的分类法主张分为四门或亚门。

（一）裸蕨纲（Psilophytopsida）

1．特征和化石代表　裸蕨植物因其茎轴裸露无叶而得名，也称无叶类，是目前已知最原始的陆生维管束植物。归入本纲的都是化石植物，现代生存于热带、亚热带的附生植物 *Psilotum*（松叶蓝）等两属，也有人认为是裸蕨纲的孑遗类型，但尚无化石依据证明。

裸蕨纲植物体都较矮小，一般高不到 2 米，有的高仅几十厘米。茎轴二歧式分枝，无叶，有的茎表面有刺状突起；地下部分为拟根状茎或假根。茎内部有最简单的维管束，茎表皮有角质层和气孔。孢子囊大多数单个着生于枝顶端，少数聚成孢子囊穗。同孢。主要生存时期为早、中泥盆世，少数在晚志留世就已出现。本纲化石可分为三种类型，研究较清楚或演化上较重要的有如下几属。

1）瑞尼蕨型　植物体小，结构简单，仅初步分化。

Cooksonia Lang, 1937（库逊蕨）是最早出现、最简单的裸蕨植物。植物全形不明，已发现的茎轴高不到10厘米，数次二歧分叉，光滑无叶。孢子囊单个着生子枝顶端，圆形至肾形（图19—60,2）。晚志留世至早、中泥盆世。

Rhynia Kidston et Lang, 1917（瑞尼蕨，或称鹿角蕨）本属因发现了石化化石，所以研究的最清楚。植物体结构简单，尚无明显的地上部分与地下部分之分，茎轴高约40—50厘米，粗 5 毫米，外形与 *Cooksonia* 近似，但孢子囊较大，呈圆锥形，单个顶生，无开裂带。茎轴内有较厚的皮层而原生中柱仅占很小的位置，有角质化的表皮和气孔（图19—60,1）。英国苏格兰早泥盆世晚期。

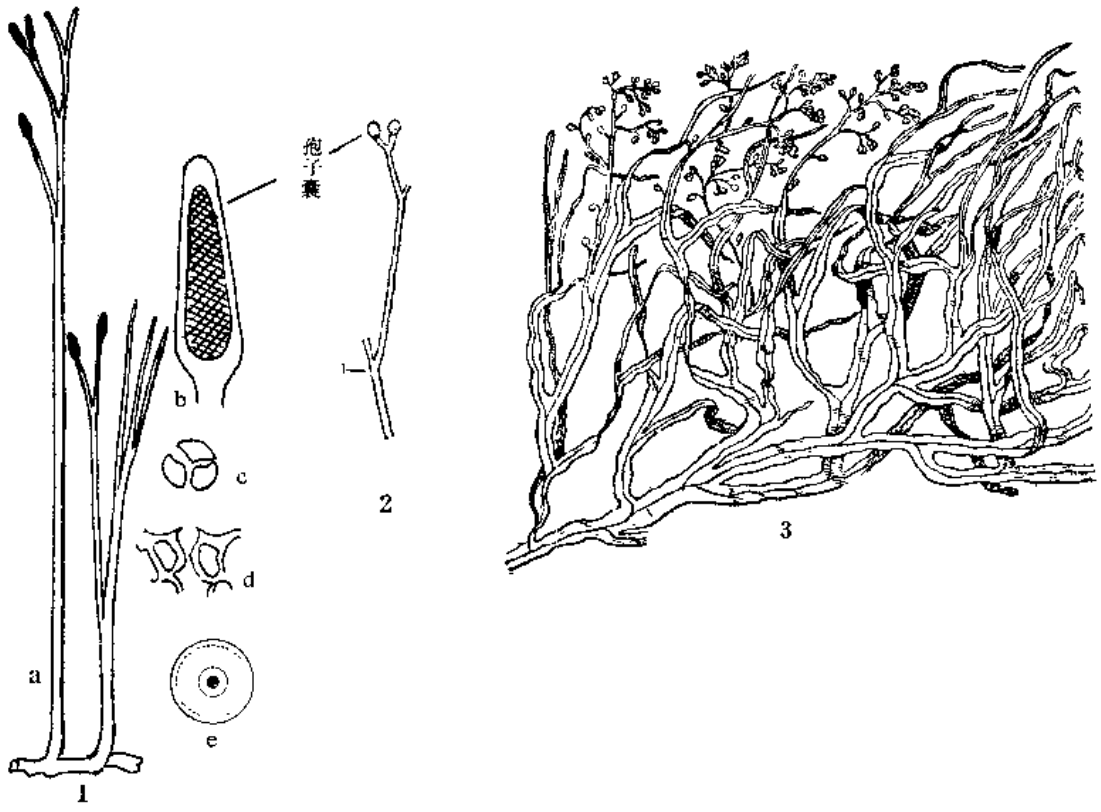


图 19—60　瑞尼蕨型裸蕨

1—*Rhynia major* Kidston et Lang, D_1；a—植物体复原；b—孢子囊纵切面；c—孢子形态；d—茎轴表面气孔横切面；e—茎轴横切面示原生中柱；2—*Cooksonia*；3—*Taeniocrada*

Taeniocrada White, 1903（带蕨） 枝轴扁平，带状，不等二歧式分枝多次，表面光滑或有毛，维管束纤细。孢子囊顶生于变圆的枝上（图 19—60,3）。泥盆纪。

2）工蕨型 植物体小，枝轴有侧生的孢子囊。

Zosterophyllum Penhallow, 1892（工蕨） 植物体高仅 20—30 厘米，簇状丛生，基部有分叉成"H"形（即"工"形）或"K"形的拟根状茎或具假根。茎轴不分枝或二歧分枝，光滑，无叶，无刺。原生中柱，表皮角质化，有气孔。工蕨最主要的特征为孢子囊呈肾形、圆形以短柄侧生于轴顶，组成孢子囊穗，孢子囊有司开裂的加厚的前缘（图19—61）。早、中泥盆世。我国发现于早泥盆世。

3）裸蕨型 植物体较大，为较进化的类型。

Psilophyton (Dawson) Hueber emend., Banks（裸蕨） 植物体最高不超过 2 米，粗枝二叉状，相距较大，细枝呈不等二歧式分枝，但无扁化。茎裸露或有刺。孢子囊卵形、椭圆形成对顶生于侧枝末端。原生中柱，外皮层具气孔（图 19—62）。早泥盆世 晚期至晚泥盆世。

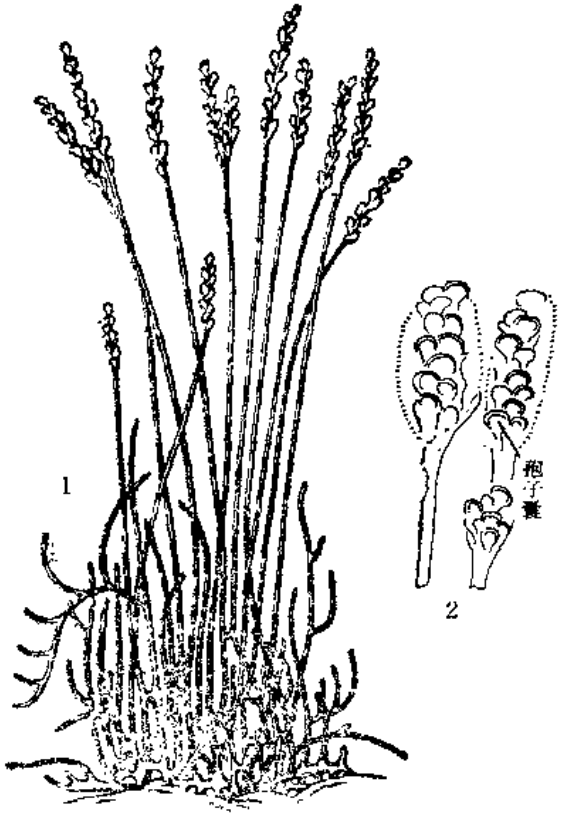


图 19—61 *Zosterophyllum*

1—*Zosterophyllum sinensis* Lee et Zan 复原图，广西石桥群（D_1）；2—Z. *yunnanicum* Hsü 云南翠峰山群（D_1）

图 19—62 *Psilophyton* 复原图

2．裸蕨植物的进化意义 裸蕨植物是高等植物，因为它们已具有陆生植物的基本结构，器官初步有分化，茎轴内有维管束起输导作用，有拟根状茎或假根固着及司吸收作用；茎轴表皮角质化、有气孔行使减少、防止水分蒸散和调节气体及制造食物的功能；这些条件使裸蕨植物能初步摆脱完全对水的依赖，进入陆地的气生环境，并适应于滨海潮湿低地，

它们是植物界征服陆地的先驱者。但是，裸蕨纲与其他蕨类植物相比还是很原始的，有的分化还很简单，仅是一些二歧分叉的轴状器官，无根，无叶，仍近似叶状体；茎轴纤弱，维管束很原始而小，无髓；孢子囊顶生，孢子囊壁厚等。所以虽然已属陆地植物，但还只能生存于保证经常有水的地区。

裸蕨纲最可能是某些较能暂时适应滨海浅滩的绿藻植物逐步演化而来，虽然总的说来其结构较原始，但它们已表现出具有多种不同的类型，一般认为最古老的是瑞尼蕨型植物，由它逐步演化出工蕨型和裸蕨型植物。但也很可能还有更原始的祖先类型有待于发现。

裸蕨纲的出现是植物界进化史上重要的转折点，它完成了从水生环境扩展至陆生环境的飞跃。而陆地环境的多样性，又是促进裸蕨植物进一步分化发展的外因，因此在早、中泥盆世，陆地上除了裸蕨外，也出现一些形态、结构较为进步但仍保持裸蕨类原始特征的新型植物，这些有过渡类型特征的化石植物证明了石炭、二叠纪大为繁盛的其他蕨类植物和原始的裸子植物与裸蕨纲之间有密切的关系，如工蕨与原始的石松植物或其祖先类型有关等。故一般认为其他陆生植物都直接或间接起源于裸蕨纲。裸蕨纲是无叶的，其他蕨类植物都有叶的分化，这种起源于裸蕨纲的叶子，它们的发展有两个自然选择方向。一种是大型叶（顶枝起源叶），其叶起源于分枝，由裸蕨状植物二歧分枝的顶端枝系逐渐扁化并彼此愈合而形成（图19—63），大型叶分出处有叶隙（图19—65,2），叶片有分叉的脉序，如真蕨纲和节蕨纲的楔叶目。另一种是小型叶（延伸起源叶），叶起源于裸蕨状植物茎表面突起物的延伸发展而成（图19—64），一般只具单脉（或双脉），无叶隙（图19—65,1），如石松纲。因此裸蕨植物在植物界演化及系统发育上有重要意义。

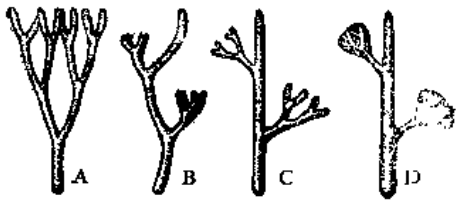


图 19—63　大型叶（顶枝起源叶）的演化图解

A—二歧分枝，轴与大型叶之间无差别；B—不等二歧分叉（或称耸出）较弱枝代表大型叶在演化发端时期；C—原始大型叶的二歧分枝（"扁化"）；D—大型叶分叉之间的联合（"蹼化"），产生扁平而具二歧分叉的叶脉

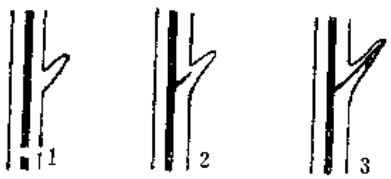


图 19—64　小型叶（延伸起源叶）的演化示意图

1—茎表面突起无维管束；2—有细的维管束通至突起基部；3—维管束伸达突起延生的叶器官内

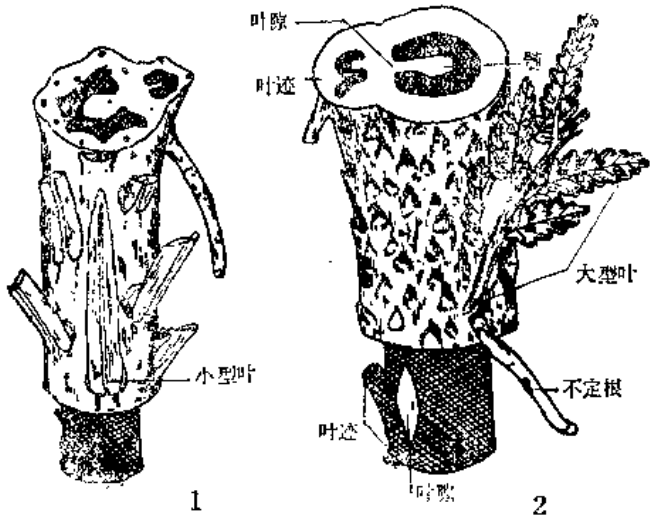


图 19—65　小型叶与大型叶植物的维管束从中柱分出的情况

1—小型叶，无叶隙；2—大型叶分出处具有叶隙

裸蕨纲自晚志留世始现，极盛于早、中泥盆世，但至晚泥盆世，由它衍生的新门类及其他类别的兴起，它们的结构比裸蕨纲进步，所以在自然选择中，裸蕨由于其原始性而很快地消失了。

（二）石松纲 Lycopsida

1．特征　石松植物有乔木、灌木或草本。茎二歧式分枝。叶小，亦称小叶类，单叶，针状至披针状，单脉（少数为两条脉），遍布茎和枝呈螺旋状或假轮状排列。原生中柱至管状中柱。孢子囊单个着生于叶腋或叶腹面近基处，孢子叶多数集结成孢子叶穗，着生于枝顶端或基部。同孢或异孢。例如现代的*Lycopodium*（石松）（图19—66）和*Selaginella*（卷柏）（图19—67），都为多年生草本，具有二歧分枝的地上茎（直立或匍匐）及地下茎，孢子叶穗位枝顶。石松叶呈螺旋状排列，而卷柏的叶成四行排列，腹面两行叶大，背面两行叶小，有叶舌（位于叶腹面基部的一个凸起）。化石石松植物最主要的鉴别特征是叶脱落后在茎、枝表面留下的印痕。

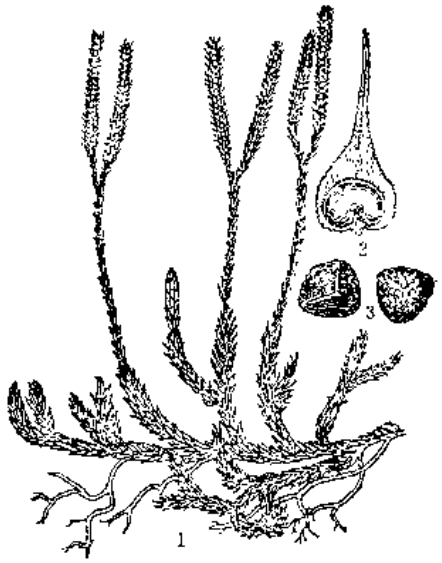


图 19—66　*Lycopodium*

1—植物体，二歧式分枝，小叶遍布全身；2—孢子叶及孢子囊；3—孢子形态

图 19—67　*Selaginella*

叶呈四行式，茎枝两侧为大叶，小叶位于背面与枝轴方向一致

2．分类及化石代表　根据叶舌的有无，植物体的性质，中柱类型及生殖器官等特征分为六个目：

无叶舌类 (Eligulatae) 同孢	镰木目(Drepanophycales)	草本	D_1—D_2
	原始鳞木目(Protolepidodendrales)	草本、小乔木	D—C_1
	石松目(Lycopodiales)	草本	C—Rec.
有叶舌类 (Ligulatae) 异孢	鳞木目(Lepidodendrales)	高大乔木	C—P_2
	水韭目(Isoetales)	小乔木、草本	T—Rec.
	卷柏目(Selaginellales)	草本	T—Rec.

1）镰木目 Drepanophycales　最原始的石松植物，高度一般小于一米，二歧式分枝，维管束纤细而简单。叶小，刺状或针状，密布于茎、枝。无叶座、叶痕，亦无叶舌。孢子囊单个位于叶腋中。主要生存早、中泥盆世，但可能在更早期已出现。重要代表为*Drepanophycus*（镰木）和*Baragwanathia*（巴拉瓦石松），后者有细长针状叶，孢子囊位于叶基部（图19—68）。发现于澳大利亚早泥盆世。

Drepanophycus Goepp., 1852（镰木） 具平卧地下茎及高约40—50厘米的直立茎，宽可达2—5厘米，二歧分枝。叶刺状，螺旋状排列或散生。孢子囊单个着生于叶腹面或近叶腋处。茎中央维管束纤细。重要种为刺镰木 *D. spinaeformis*（图19—69）。世界各地早、中泥盆世。

图 19—68 *Baragwanathia longifolia* Lang et Cookson

1—示叶腋内有单个的孢子囊；2—复原图

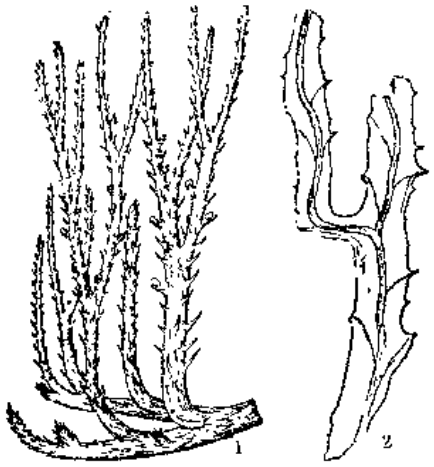


图 19—69 *Drepanophycus spinaeformis* Goeppert

1—复原图，示近叶腋处有单个孢子囊，约×1/9；2—示部分维管束达叶刺内

2）原始鳞木目 Protolepidodendrales 本目为石松纲开始繁盛、但叶座结构发育还很不完善的类别，它也可能包括不同的几类。草本、灌木或乔木。无叶舌。叶二歧分叉或否，螺旋状或假轮状排列，叶座有时不清晰，一般无叶痕及侧痕；孢子囊腋生，有的聚成孢子叶穗。中泥盆世至早石炭世，以晚泥盆世至早石炭世最盛。

检 索 表

1. 无明显叶座，叶痕小，内有束痕、侧痕……*Cyclostigma*（圆印木），D_3—C_1
1. 有叶座，无叶痕或有叶痕而其中无侧痕
   2. 叶座较大，菱形，有叶痕、束痕……*Leptophloeum*（薄皮木），D_3
   2. 叶座小，纺缍形、长菱形或卵形，无明显叶痕
      3. 叶不呈二歧分叉
         4. 叶座假轮状排列，有束痕……*Lepidodendropsis*（拟鳞木），D_2—C_1
         4. 叶座螺旋状排列……*Sublepidodendron*（亚鳞木），D_3—C_1
      3. 叶二歧分叉
         5. 卵形叶座中有时具两条纵沟……*Protolepidodendron*（原始鳞木），D_2
         5. 叶座长，顶端有小凹坑，茎印痕常显出中柱痕……*Eleutherophyllum*（铗木），C_1^1

Protolepidodendron Krejči, 1880（原始鳞木） 草本，高仅 20—30 厘米，具平卧根状茎及二歧分枝直立茎。茎枝宽约2—6毫米，极少达10毫米以上。叶细长，近顶端二歧分叉一次，基部较宽，呈螺旋状至假轮状排列。叶座狭菱形至卵形，无叶痕，有时具两条平行纵沟。孢子囊单个着生于叶的腹面，圆或椭圆，直径1—2毫米。常见种为 *P. scharyanum*（纤原始鳞木）（图19—70）。中泥盆世。

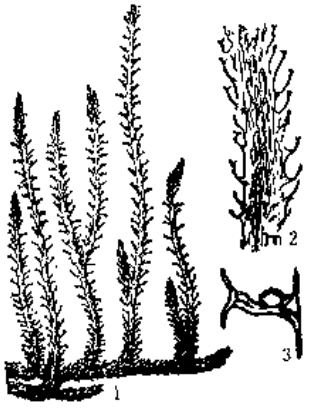


图 19—70 *Protolepidodendron scharyanum* (Stur.) Krejči

1—植物体复原图，×1/3；2—示叶座及叶顶端二分叉，×1.5；3—孢子囊形状及着生位置，约×3 D_2

图 19—71 *Leptophloeum rhombicum* Dawson

D_3

Leptophloeum Dawson, 1861（薄皮木） 乔木状，二歧分枝。叶座较大，菱形，螺旋排列，表面平滑。叶座中上部有一长卵形小叶痕，内有维管束痕。常见重要种*L. rhombicum*（菱形薄皮木）（图19—71）。晚泥盆世遍布世界各地。

Sublepidodendron (Nathorst) Hirmer, 1920（亚鳞木） 树干乔木状，二歧分枝。叶锥形或线形，基部下延。叶座螺旋状排列，一般细小，长纺缍形至卵形，无叶痕及侧痕，但常有一拱形痕将叶座分为上小、下大的两部分。年青枝叶座间具细纵纹，粗枝及主茎表面程度不同地布满弯曲的皱纹。孢子叶穗及根座与鳞木近似。常见种为*S. mirabile*（奇异亚鳞木）（图19—72）。晚泥盆世晚期至早石炭世早期，国外早石炭世。

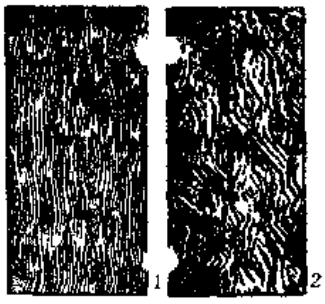


图 19—72 *Sublepidodendron mirabile* (Nathorst) Hirmer

1—年青枝；2—粗枝

3）鳞木目 Lepidodendrales 本目始现于早石炭世，至二叠纪末绝灭。全部为乔木，在石炭纪、二叠纪的沼泽森林中占重要的地位。典型代表如*Lepidodendron*（鳞木）（图19—73,1），茎高达 40 米，直径 2 米，上部二歧分枝形成伞状树冠。叶细长，单脉，螺旋状排列于茎、枝上。原生中柱或常为管状中柱，有次生加粗组织，但中柱仅占茎体积的10—15%，而皮层和周皮很厚，皮层中厚壁机械组织发育，帮助木质部起支持作用（图 19—73,2）。鳞木目化石树干的基部称*Stigmaria*（根座或载根器），它先二歧式分出四条粗的水平分枝，每一分枝再数次二歧分枝，最后分枝上着生细长的不定根（图 19—73,5）。鳞木目的孢子叶聚成孢子叶穗着生于枝顶端或主枝基部（图 19—73,1.3 及图 19—74），异孢，称为*Lepidostrobus*（鳞孢穗）或称为*Sigillariostrobus*（封印穗）等。

鳞木目最易识别的特征，也是此类化石中最常遇见的部分是叶脱落后在茎、枝表面留下的印痕形态，例如鳞木（图 19—73,1），叶基部常膨大，叶脱落后，在茎、枝表面留下的基座痕迹称为叶座，螺旋形排列，叶座中上部心形或菱形痕迹称叶痕，是叶着生于茎的部分，在落叶时发生离层所形成，叶痕中有横列三个小点痕，中间是叶脉通过的痕迹称束痕，两侧边为通气道痕或称侧痕；叶痕上方有叶舌留下的叶舌穴；叶痕的下方（有时在上、

下方）的中线处有中脊，有的茎干上，叶座之间常有纵纹或称分隔带相隔。鳞木目茎、枝上叶座的形状，排列的方式及结构各不相同，是进一步划分科、属的依据。

检 索 表

1. 叶座、叶痕通常明显
   2. 叶座螺旋形排列
      3. 叶痕较小，束痕和侧痕常位于叶痕中、下部
         4. 叶座形状一般长大于宽，叶痕位叶座中、上部 ……*Lepidodendron*（鳞木）C_1—P_2
         4. 叶座横菱形，叶痕位叶座下部……*Lepidophloios*（鳞皮木）C
      3. 叶痕大，与叶座的形状、大小几乎相同……*Cathaysiodendron*（华夏木）C_3—P_1
   2. 叶座呈直行排列，叶痕大，束痕和侧痕位叶痕上部……*Sigillaria*（封印木）C—P
1. 叶座只显现于幼枝上，一般枝上只有很小的叶痕，有束痕及侧痕，并有叶舌穴，螺旋形排列 ……
   ……*Bothrodendron*（窝木）C_1—C_3
1. 叶座菱形，内中只有一束痕，无叶舌穴，茎干上有大的凹坑状枝痕……*Ulodendron*（疤木）C_2—P_1

Lepidodendron Sternberg, 1820（鳞木） 植物体特征如前述。本属一般指具叶座印痕的茎干化石。叶座纵菱形或纺锤形，少数横菱形。叶痕位叶座的中上部，盔形或斜方形等。叶痕中有束痕及两侧痕，叶舌穴位叶痕之上。叶座上有中脊、横纹，叶座间或有纵纹相隔。本属已发现有一百多种，我国有二十余种。根据叶座、叶痕的形状，大小；叶痕在叶座中的位置；叶痕中三点痕的位置、相对大小；有无脊、横纹等来区别种。石炭纪至二叠纪。我国以晚石炭世至早二叠世最盛，欧美地区盛于早、中石炭世。

Cathaysiodendron Lee, 1963（华夏木） 亚乔木状，叶座正菱形、纵菱形或横菱形，螺旋状排列，顶、底角略具横皱纹，叶座间有凸起的、曲折的分隔带，使树干表面呈曲折状外貌。叶痕和叶座形状相同而略小，束痕和侧痕大都位于叶痕侧角的连线上，叶舌痕位叶痕顶角上端（图 19—73,6.e)。华夏植物地理区特有属，晚石炭世至晚二叠世，以晚石炭世至早二叠世早期最盛。

Sigillaria Brongn., 1822（封印木） 乔木，高达 25—30米，分枝少，仅在顶端分叉1—3次或不分叉。叶线形，长达一米，叶座常不太明显，成直行排列，相邻两列互生，呈蜂窝状或具纵脊。叶痕较大，六边形、钟形或扁圆形，束痕常小于侧痕，三者常位于叶痕侧角连线的上部。叶舌穴一般不明显。

茎的结构、根座都与鳞木相似，但中柱较进化。孢于叶 穗位于 主枝的 下端（图 19—74)。欧洲、北美早、中石炭世至早二叠世。我国中、晚石炭世发现少量。

4）水韭目 Isoetales 本目现存仅为草本的 *Isoetes*（水韭），具粗短茎及基部扩大、刺状的肉质叶，茎基部有二歧分叉的根座。中生代早白垩世的*Nathorstiana*形状和现代水韭很相似。早、中三叠世可能属于此目的重要化石为 *Pleuromeia*（肋木），亦是一种肉质化、耐干旱的盐生植物。

Pleuromeia Corda, 1852（肋木） 茎直立，不分枝，最高可达 2 米，最粗约10厘米，茎顶部着生单个的孢于叶穗，孢子叶横圆或倒卵形，具清楚的边缘，是鉴别属种的重要特征。叶线形或披针形，肉质，基部膨大；叶脱落后，在茎干表面留下唇形或横菱形叶痕，稀螺旋状排列。叶痕上边缘的下凹处有叶舌穴，叶痕内有 2 个不清楚的束痕及 2 个侧痕，但因皮层常剥落，一般都不清楚。茎干基部为锚状根座，根座底部具垂直刻缝(图19—75)。

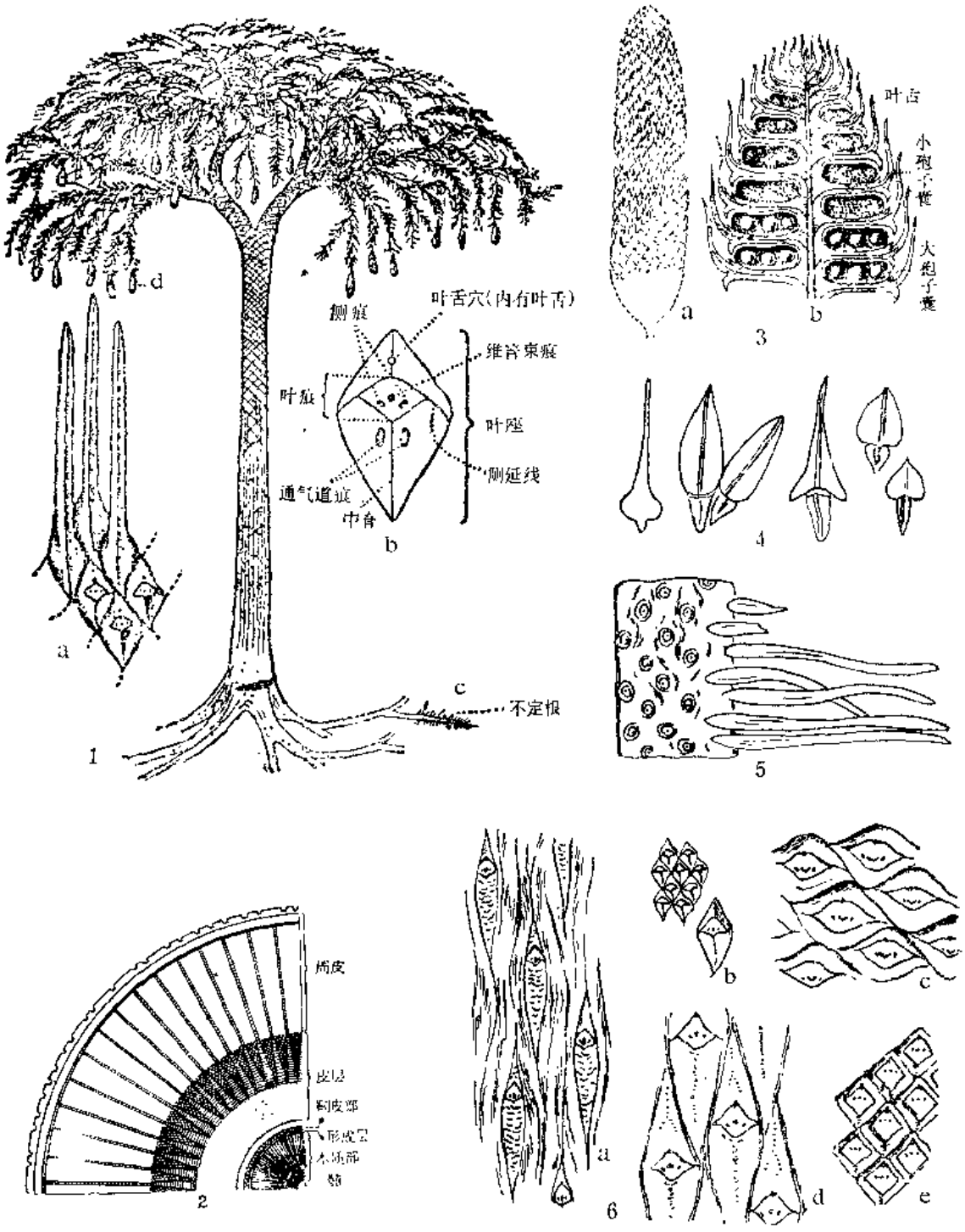


图 19—73 *Lepidodendron*（鳞木）综合图

1—植物体复原图及各部器官示意图；a—叶在茎或枝上着生状态及叶脱落后留下的叶座；b——个叶座的放大及其各部分名称；c—根座在地下二歧分枝的匍匐分布状态；d—鳞孢穗。2—鳞木茎的横切面，示较小的中柱和发达的周皮和皮层。3—鳞孢穗；a—外形；b—纵切面。4—各种鳞孢叶形状。5—根座及不定根。6—鳞木各种；a—*Lepidodendron aolungpylukense* Sze. $C_{\frac{1}{2}}$；b—*L. galeatum* Gu et Zhu. C_2；c—*L. oculus-felis*(Abb.)Zeill., C_3—P_2；d—*L. szeianum* Lee, C_3；e—*Cathaysiodendron incertum* Sze et Lee, C_3—P_1^1

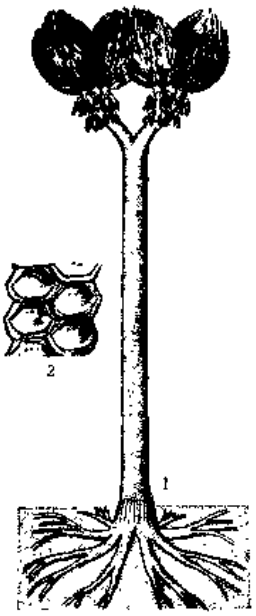


图 19—74 *Sigillaria elegans* Brong
1—植物体复原图；2—叶座形态

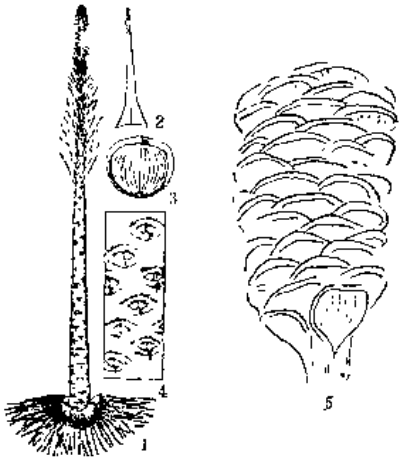


图 19—75 *Pleuromeia sternbergii Corda*
1—植物体复原图；2—叶；3—孢子叶；4—具叶痕的树干表面；5—孢子叶穗，×1

北半球早、中三叠世。我国陕、晋、冀早、中三叠世相继发现。

3．地史分布、生态环境及演化　石松纲始现于早泥盆世或可能更早的地史时期。中、晚泥盆世开始繁盛，分布已较广，但都属于叶座结构发育不完善的类型。石炭纪发展达最高峰，以鳞木目为主要代表，是当时造煤的主要物质基础，二叠纪后期开始衰退，除中生代早期尚残存少量木本类型外，现代仅存草本的少数属。

现代石松植物全为喜阴湿的草本，而在晚古生代，除了初期发展阶段以草本为主外，自晚泥盆世起小乔木就开始普遍发育。至石炭纪，在当时的热带区，都为高达几十米的乔木，生长于湿热的海滨低地或沼泽中，以发达平展的根座固着，茎表面的通气组织发育，温带区的乔木，相对个体小。晚石炭世至二叠纪，地壳表面干旱环境渐增，鳞木目的有些种类例如 *Sigillaria*（封印木）就有相应的生态变异，茎相对粗短些，分枝减少，中柱进化以增强输导作用等（图 19—74）。中生代早、中三叠世普遍干旱的环境下，残留的木本石松肋木表现了最典型的旱生结构，它的植物体越向简化方向发展，茎干粗短，肉质，不分枝，叶数目减少而上部弱化。其根座形成粗短肉质锚状，很可能除了固着、吸收外，并具贮存作用。草本类型因生活周期短，可塑性强，能适应不同的环境，则是中、新生代至现代的石松纲植物体的主要形式。

石松纲具有密布全身的小型叶，叶脉简单，茎、枝二歧式分枝，与裸蕨某些茎轴有刺或鬃毛的类型相近，裸蕨纲的工蕨侧生于轴侧的孢子囊与原始石松植物单个着生于叶腹面或叶腋的孢子囊在起源上可能有关，因此一般认为石松纲和裸蕨纲的某些类型有密切的关系，也可能共同起源于更老的祖先类型。

（三）节蕨纲 Articulatae　本纲亦称为楔叶纲 Sphenopsida

1．特征　木本或草本。茎单轴式分枝，明显地分为节和节间，枝和叶都自节上生出。单叶，小，轮状排列。孢子囊着生在特殊的孢子囊柄上，并聚集成孢子叶穗，绝大部分同孢。

例如现代的 *Equisetum* 木贼（图 19—76），草本，具地下根状茎及直立的地上茎。营养茎的节上轮生小枝和鞘状叶；生殖茎不分枝，孢子叶穗位茎顶端。茎具管状中柱，髓很大，形成中空之髓腔。孢子叶穗是由很多密集轮生的盾状孢子囊柄（由一个短柄和一个盾形薄片构成的伞状物）组成，盾片内面悬挂柱状孢子囊 5—10 个，同孢，每个孢子上附有四条纤维质弹丝。

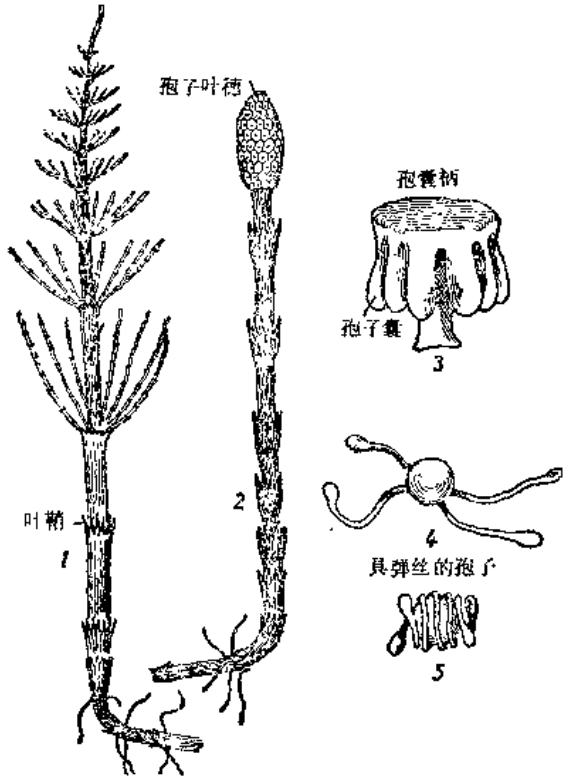


图 19—76 *Equisetum*
1—营养茎；2—生殖茎；3—孢子囊柄悬挂孢子囊；4,5—具弹丝的孢子

2．分类及化石代表　按照植物体形态、茎的结构和生殖器官等特征分为歧叶目（享尼亚目）Hyeniales，羽歧叶目（假波木目）Pseudoborniales(略)，楔叶目 Sphenophyllales和木贼目 Equisetales。

1）歧叶目 Hyeniales　本目为最原始的节蕨植物，出现于早至晚泥盆世。如 *Hyenia*（歧叶）（图 19—77），茎二歧式分枝似裸蕨

图 19—77 *Hyenia elegans* Kräusel et Weyland
1—植物体复原图；2—孢子囊柄；3,4—二歧分叉的叶

纲，叶由小枝扁化形成，二歧分叉，在茎上螺旋状逐渐变成轮状排列。孢子囊着生在向后弯的柄状物上，位枝条上端，聚成疏松的孢子叶穗。我国晚泥盆世的 *Hamatophyton*（钩蕨）归入此目。

Hamatophyton Gu et Zhi, 1974（钩蕨）茎具明显的节和节间，节间长，表面有纵脊。叶轮生于小枝上，状如短叉，有时顶端扩大并向前弯曲如短钩。生殖枝腋生，孢子叶弯匙形，轮生，组成疏松穗状（图 19—78）。中国浙、赣、湘等地晚泥盆世。

2）楔叶目 Sphenophyllales　本目是一类茎细瘦的植物，通常茎的直径不大于 5 毫米，并有几级小枝，有的节间部分有刺，有的节部有不定根。原生中柱，无髓，初生木质部三角形，并具次生木质部（图 19—79,3）。叶轮生，楔形。孢子叶穗顶生，每一孢子叶分为着生孢子囊的孢囊柄和不育的苞片，形式多样，广义地称为 *Bowmanites*（楔叶穗）（图 19—79,1.2）。

本目的枝叶化石一般归为一属即 *Sphenophyllum*(楔叶)，包括了很多不同类型的种。也有以叶形和叶脉之不同再细分为若干属。

图 19—78 *Hamatophyton verticillatum* Gu et Zhi

a—具孢子叶穗的生殖枝；b—短叉状的叶

Sphenophyllum Koenig, 1825（楔叶）纤细的枝条具腹背性或否，枝节间上的纵肋直通过节。每轮叶是 3 的倍数，通常是 6 枚叶，少数为 9 或更多，一般成顶端宽而基部窄的楔形，故名。侧边一般全缘，顶端全缘、具齿、浅裂或深裂。扇状脉，平行叶边缘或切交。叶具镶嵌性或否，具镶嵌性的叶常呈三对型（即 6 枚叶不等大，呈三对分列于枝两侧）。

本属以叶的排列有无三对型、叶轮廓、叶顶端的形态和叶脉疏密、直弯等特征区别不同种（图 19—79）。晚泥盆世至早三叠世。我国以晚石炭世至早二叠世最盛。

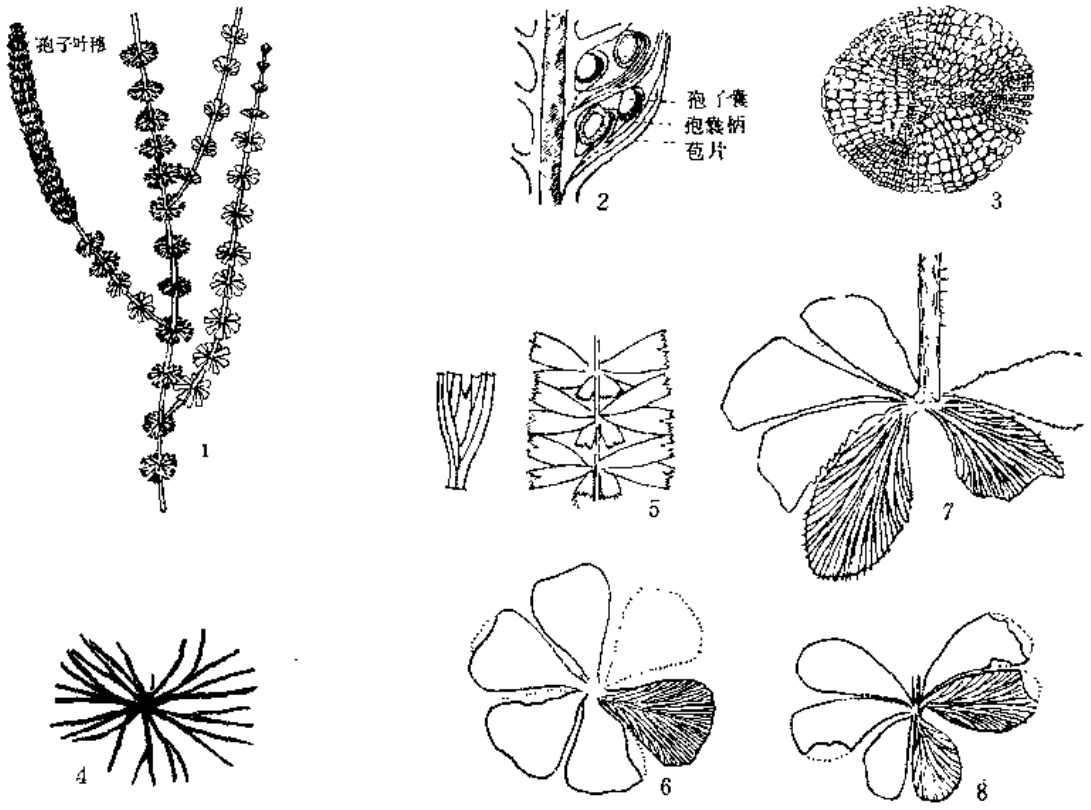


图 19—79 *Sphenophyllum* 的综合图

1—楔叶的植物体复原图 *Sph. cuneifolium* Sternb.，顶端着生孢子穗，主茎上叶深裂，小枝上叶全缘；2—楔叶穗的纵剖面；3—楔叶茎的横切面；4—*Sph. tenerrimum* Ett.，叶全裂 1—2 次，C_{1-2}；5—*Sph. oblongifolium* (Germ. et kaulf.) Ung.，三对型，顶端浅裂，C_3—p_{11}；6—*Sph. minor* (Stur) Gu et Zhi，叶对称，全缘，脉弯向两侧；7—*Sph. thonii* Mahr，叶不对称，具细齿，C_3—P_1；8—*Sph. sino-coreanum*，三对型，全缘，P_2

3）木贼目 Equisetales　木贼目是节蕨纲中最大的一类，乔木，灌木或草本，分枝大多数呈轮状排列，茎、枝的节间表面有明显或不明显的纵向平行的纵肋（脊）和纵沟；茎中央有大而空的髓腔。小枝上轮生单叶，无柄，单脉，叶基部分离、部分连合或全部连合成叶鞘。孢子叶穗由轮状排列的盾状孢子囊柄组成，具不育苞片或无，顶生。

本目最早自晚泥盆世出现，石炭、二叠纪极度繁盛，多数为高大乔木，温带区则以草本为主。中生代除早期外，主要是草本类型，白垩纪衰退，个体小。现代仅存一属即 *Equisetum*（木贼）。

古生代乔木状的木贼目，植物体大，各器官通常分散保存，故大多数是器官属，只有很少数彼此间关系是较清楚的。茎干化石最常见的类型是髓腔充填泥沙所形成的髓模（或髓核），其表面也有纵向的肋和沟，但它是反映了射髓和木质部相间留下的印痕（图19—80，82），相邻两节间上的纵肋和纵沟有相错、半错或直通等形式，是分属的依据。茎干外部保存为印象化石时，因外皮层有沟管和厚壁组织相间，所以表面也有不甚明显或明显的纵肋、纵沟、茎表面节部可有枝痕，叶痕（图19—80）。少数也有皮层部分脱落后所形成的印痕，则其表面的肋、沟正与髓模相反。草本类型一般以外部印痕为主。

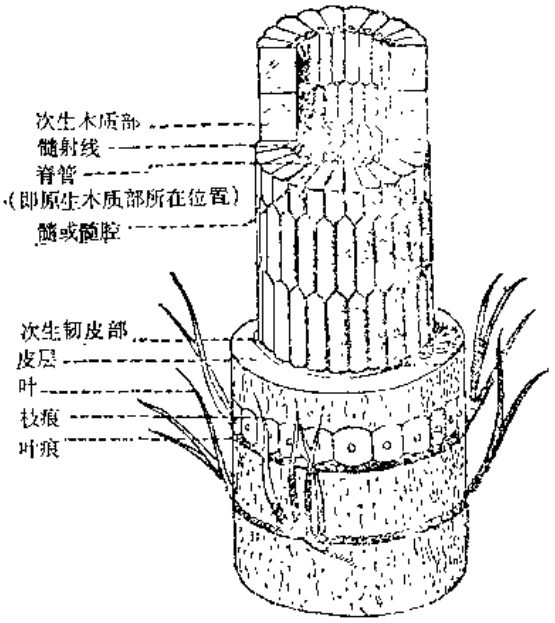


图 19—80　芦木茎的构造

Archaeocalamites Stur, 1875（古芦木）乔木状，分枝少，常为髓模化石。节间上的纵肋、纵沟都自平直的节部通过。叶细长，多次二歧分叉，彼此分离。孢子叶穗顶生，在数轮孢囊柄之间偶夹一轮苞片，每一孢子囊柄上着生4个孢子囊（图19—81）。早石炭世，偶见于晚泥盆世或中石炭世早期。

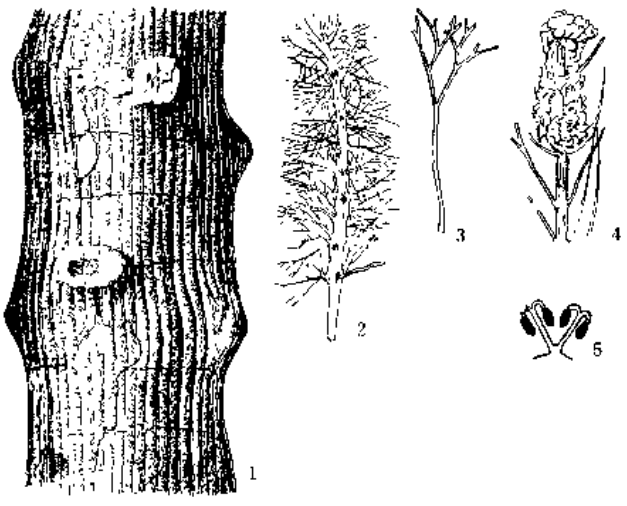


图 19—81　*Archaeocalamites scrobiculatus* (Schloth.) Sew.

1—髓模；2—具叶的小枝；3—一个叶；4—孢子叶穗；5—孢子囊柄

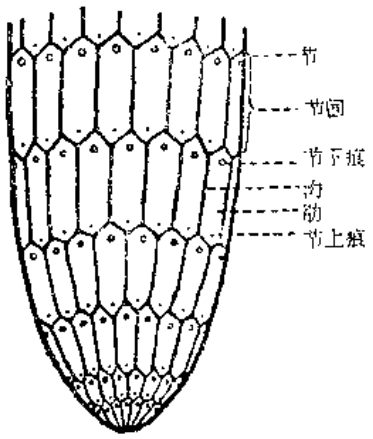


图 19—82　芦木的髓模示意图

Calamites Suckowi, 1784（芦木）茎干髓模化石上，相邻节间的纵沟、纵肋在节部相错，纵肋的顶端常具有节下管痕，为通气组织，有时可见较小的节上痕（图19—82）。

茎干外部印痕化石的节部有枝痕。芦木茎的分枝方式有四种，以此分亚属（参阅《中国古生代植物》49 页），可见本属是一个广义的形态属。中石炭世至二叠纪。

芦木属的枝叶化石有 *Asterophyllites*（星叶），*Annularia*（轮叶），*Lobatannularia*（瓣轮叶）。孢子叶穗化石有 *Calamostachys*（芦孢穗），孢囊柄与轴垂直；*Palaeostachya*（古芦穗），孢子囊托与轴斜交，二者都有不育苞片与孢子囊柄相间。

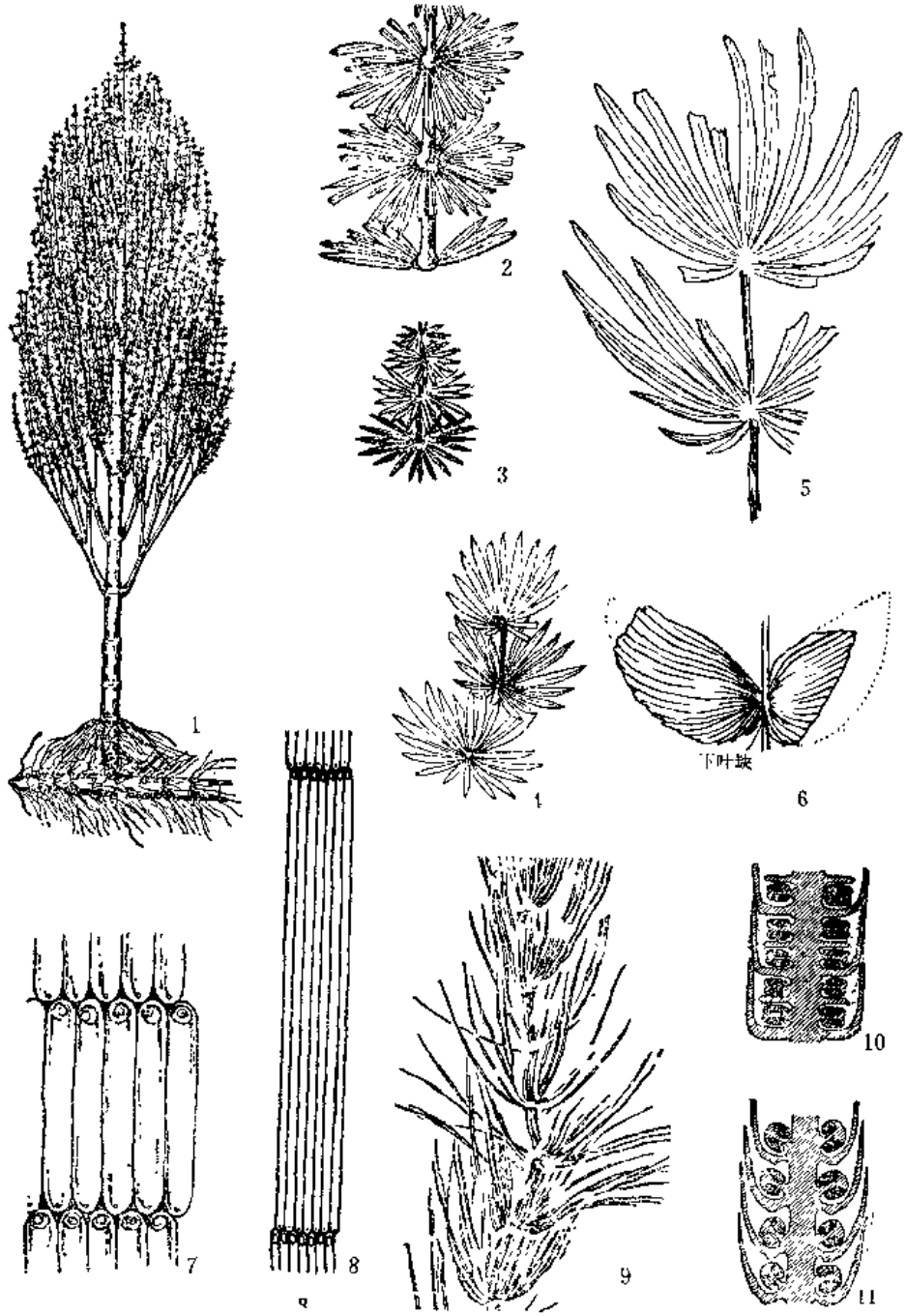


图 19—83　芦木各器官的综合图

1—芦木植物体复原图之一；2—*Annularia stellata*(Schloth.) Wood, C_2—P_1；3—*A. gracilescens* Halle, P_1；4—*Lobatannularia sinensis* (Halle) Halle, P_1；5—*L. ensifolia* (Halle) Halle, P_1；6—*L. multifolia* Kōno et Asama, P_2；7—*Calamites suckowii* Brongn., C_2—P_1；8—*C. etsii* Brongn., C_2—P_1；9—*Asterophyllites longifolius* (Sternb.) Brongn., C_2—P_1；10—*Calamostachys*, C_2—P_1；11—*Palaeostachya*, C_2—P

Asterophyllites Brongniart, 1822（星叶）末级小枝的叶细长，线形，长为宽的数倍至数十倍，基部分离，围绕末级枝四周排列，上部常弯成与枝平行或指向枝的顶端方向（图 19—83,9）。中石炭世至二叠纪。

Annularia sternberg, 1823（轮叶）小枝对生，两侧对称。叶轮生，与枝几乎位在一个平面上呈辐射状直伸排列，叶轮具上叶缺或无，每轮叶 6—40 枚，单脉，线形或倒披针形等，互相分离，长短近等或否。以叶轮和叶的形状，叶数目等不同区别不同种（图19—83,2.3）。中石炭世至二叠纪。

Lobatannularia Kawasaki, 1927(瓣轮叶) 末级枝上每轮叶 16—40 枚，叶形状和着生方式同轮叶，但叶长短差别大，多少向外向上弯曲，形成明显的两瓣，具上、下叶缺，一般下叶缺明显，近上、下叶缺处的叶最短。叶基部分离或大多数不同程度地连合。顶叶轮不呈两瓣，卵形或圆形。以叶的形状、叶的连合程度和数目区别不同种(图19—83,4.5.6)。二叠纪，大盛于晚二叠世，是东亚华夏植物地理区的特有植物。

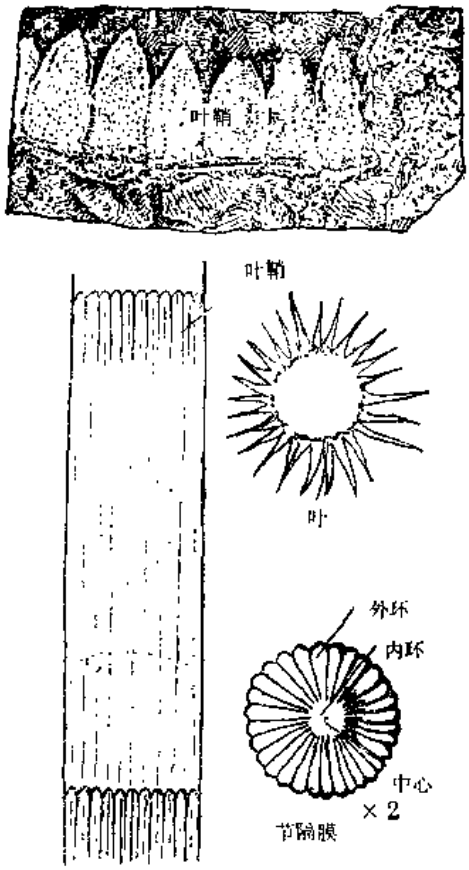


图 19—84 *Equisetites*
1—*E. sthenodon*; 2—*E. lateralis*

Equisetites Sternberg, 1833（似木贼）本属特征与现代木贼 *Equisetum* 基本相似。常为茎干外部印象化石。不明显的纵肋和纵沟在节的上下彼此错开。枝、叶轮生于节上，叶基部闭合成鞘状紧贴于茎，上端多少分离成齿状，称叶齿，有时叶齿顶端还有游离伸展的叶膜。节部横断面具辐射状条纹，称节隔膜，常单独保存。孢子囊穗位茎或侧枝顶端，盾状的孢子囊柄也常零散地保存为化石，无不育苞片。化石似木贼与现代木贼不同处仅是它的茎在某些种中可达到很粗，茎由粗变细可能是本属的演化趋向（图 19—84）。中石炭世至新生代，最盛于中三叠世晚期至侏罗纪。

Neocalamites Halle, 1908（新芦木）本属的髓模化石形态同 *Calamites*，上下节间的纵肋、纵沟相错，但肋、沟细，无节下管痕。茎干外部印象化石，叶轮生于枝的节上，基部分离，长短相近，长度常大于节间，单脉。茎、枝节上有枝痕或叶痕（图 19—85）。三叠纪至中侏罗世，世界各地。

Phyllotheca Brongniart, 1828（杯叶）草本，一般形态同 *Equisetum*，但茎、枝上相邻节间的纵肋、纵沟直通，叶下部连合成叶鞘，上部分离成齿状，向外扩张，后向内弯或反弯向下，形如杯状或漏斗状（图 19—86）。中石炭世至中生代。晚石炭世至二叠纪最盛于冈瓦纳和安加拉两个温带植物区，我国发现于晚二叠世。

Schizoneura Schimper et Mougeot, 1844（裂鞘叶）草本。茎、枝上相邻节间的纵肋、纵沟直通，叶几等长，具单脉，彼此连合成两瓣状的叶鞘，抱茎状生于节部，叶长度

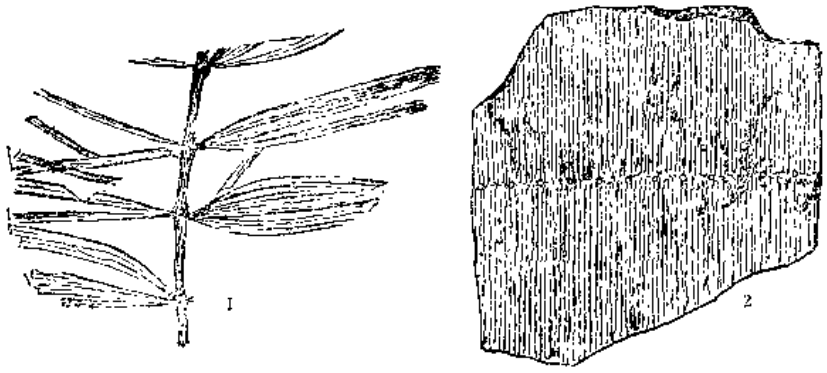


图 19—85 *Neocalamites carcinoides* Harris
1—带叶的枝，叶成两“群”向两侧伸展，×1/2；2—茎干，节部具叶痕

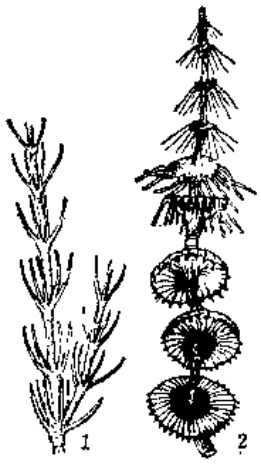


图 19—86 *Phyllotheca*
1—*Ph. brongniartiana* Zingo, ×2/3;
2—*Ph. etheridgei* Arber, ×1/5

图 19—87 *Schizoneura*

超过节间，有时两瓣不规则地裂开（图 19—87）。晚石炭世至晚三叠世，冈瓦纳温带植物区，我国发现于晚二叠世。

3．地史分布、生态环境和演化　节蕨纲最早发现于早、中泥盆世，极盛于石炭、二叠纪，以乔木类型为主，至中生代只有木贼目的草本类型繁盛，早白垩世更趋衰退，现代仅存一属。

古生代乔木状木贼目亦是沼泽森林的主要组成部分。管状中柱的髓部很大，原生木质部所在的位置即脊管，有人认为是贮水腔，节下管痕是一种贯穿射髓的通气组织，反映了它们是生活于湿热环境下的。楔叶目则表现为另一种湿热环境下的适应，茎细长，节部有不定根，节间有刺，有的具生态异叶性，它可能是生活于沼泽森林下层湿地上的攀援植物，有时为水所淹。

节蕨纲起源于裸蕨纲，歧叶目是二者间的过渡类型，它们的茎仍二歧式分枝，但已有由侧生小枝扁化而成的叶子和原始的孢子囊柄，近于轮生。一般认为由歧叶目又演化出三个分支，其中最发育的是木贼目。

裸蕨纲 Psilophytopsida——枝叶目(享尼亚目)Hyeniales——→羽歧叶目(Pseudoborniales)
枝叶目(享尼亚目)Hyeniales——→木贼目(Equisetales)
枝叶目(享尼亚目)Hyeniales——→楔叶目(Sphenophyllales)

节蕨纲茎、叶的形态在地史时期的变化趋向有一定规律：

（1）叶逐渐简化　如早石炭世的 *Archaeocalamites*，晚泥盆世至早石炭世的 *Sphenophyllum* 叶多次二歧分裂；石炭纪至二叠纪的 *Asterophyllites*、*Annularia* 叶不分裂，*Sphenophyllum* 叶顶端浅裂至不裂；二叠纪的 *Lobatannularia* 叶基部不同程度地连合；二叠纪至三叠纪的 *Phyllotheca*、*Schizoneura* 叶已部分连合成叶鞘，中生代除了 *Neocalamites*、*Annulariopsis* 等外，常见的 *Equisetites* 叶全部简化连合为叶鞘。

（2）茎的节间部分纵肋和纵沟在节部有由对生至互生的趋向。

（四）真蕨纲 Filicopsida

1．特征　现代生存的蕨类植物中数量最多的是真蕨纲，它与其他各纲不同而最具特征的是有大型的羽状复叶，孢子囊不聚集成穗而是单个或成群着生于叶背面。

本纲绝大多数为多年生草本，茎不发育，多数为根状茎，表面被鳞片、刺毛等，但在热带雨林区也有高达十数米的树蕨。多数为管状中柱至网状中柱，有叶隙，一般不具次生组织。

真蕨植物的叶很大，通常分化为叶柄和分裂的羽片，一般为1—多次羽状，也有单叶或掌状分裂叶，总称为蕨叶，幼叶拳卷状。叶柄分裂方式与茎的分枝方式相似，以二歧合轴及单轴为主。由于叶体大，保存为化石时常不完整，不易确定蕨叶分裂次数，故通常从蕨叶末端来计算羽次，羽状复叶各部分名称见（图19—88）。

小羽片是鉴别蕨叶的最基本单位，其轮廓、基部、顶端和边缘都有很多种类型，不同的属、种具体形态变化各有其特殊性。叶脉形式远较石松纲、节蕨纲多

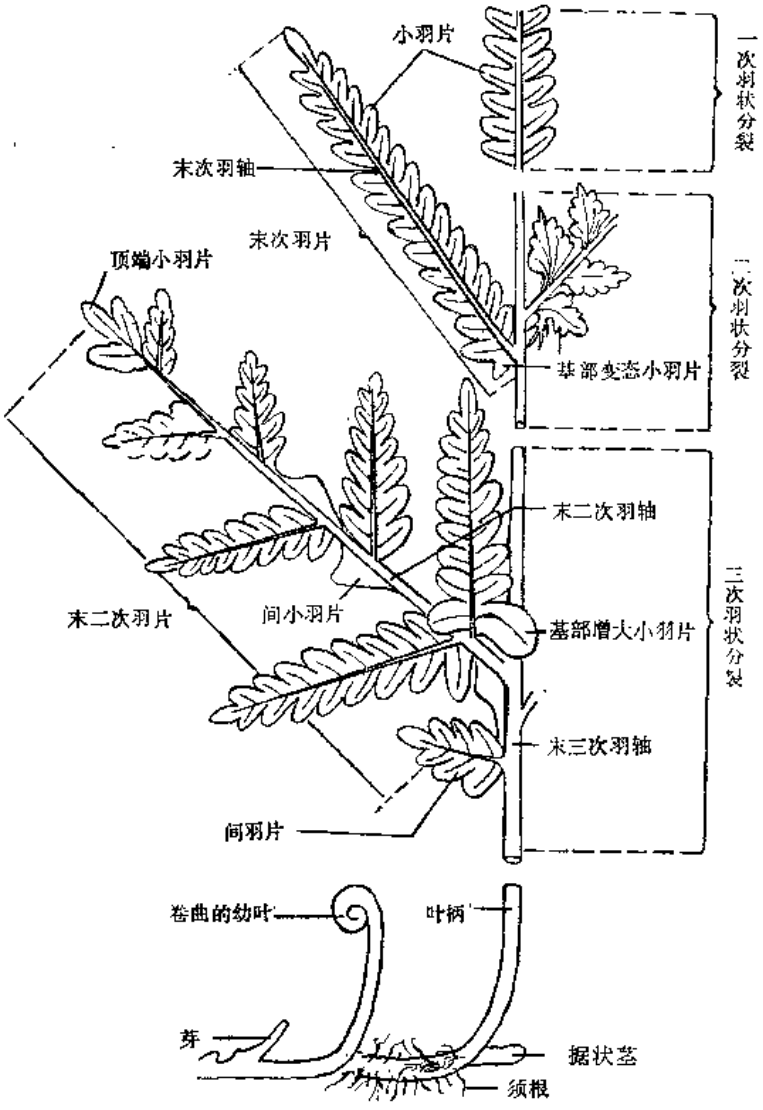


图 19—88　真蕨纲或种子蕨纲的蕨叶综合示意图

样化，以较原始的开放脉序为最多，如扇状脉，羽状脉，尤以后者最普遍。羽状脉的侧脉可有 1—2 级(或相对中脉而称第二次脉，第三次脉)；侧脉不分叉或二歧式、二歧合轴式分叉一至多次。有部分真蕨植物具有较进化的闭锁脉序即网状脉，有简单网脉，由一级至二级侧脉分叉的细脉形成网眼，并有伴网眼，即在中脉或侧脉两旁，沿其延伸方向排列的网脉(图19—107,4)；也有复杂网脉（图19—104,108,2.3)，网脉联结的形状、位置及其变化是重要的鉴别特征。

真蕨纲蕨叶和原始裸子植物种子蕨纲的蕨叶形态极为相似，当未发现生殖器官时几乎无法区别，常根据叶形态而建立形态分类和形态属。蕨形叶的类型很多（图19—114)，常见的基本类型有以下几种：

古羊齿型　小羽片卵形、楔形、菱形，基部收缩。扇状脉（图 19—114,1)。

楔羊齿型　小羽片边缘分裂、基部收缩成楔形。羽状脉纤细，微曲折(图19—114,4)。

栉羊齿型　小羽片椭圆形，长舌形，基部全部附着于轴侧。羽状脉，中脉达顶端（图19—114,5)。

座延羊齿型　小羽片形状同栉羊齿，但小羽片基部常下延，具邻脉（图19—114,8)。

脉羊齿型　小羽片基部收缩成心形，以一点附着于羽轴。羽状脉，中脉不达顶端（图19—114,6)。

齿羊齿型　小羽片圆或三角形，基部下延。扇状脉（图 19—114,9)。

带羊齿型　叶带状。羽状脉，中脉与侧脉夹角大（图 19—114,12)。

真蕨载有孢子囊的小羽片或羽片称为生殖叶或实羽片，不具孢子囊的称营养叶或裸羽片。实羽片裸羽片的形态在同一植物体上可以相同、稍变形、二型至完全分离的二形叶（图19—89)。孢子囊单个地散生，聚集成囊群或聚合囊着生子叶的背面或叶边缘(图19—90,1)。聚合囊为多个孢子囊聚在一起，彼此有部分互相连接如：*Marattia*（合囊蕨）各

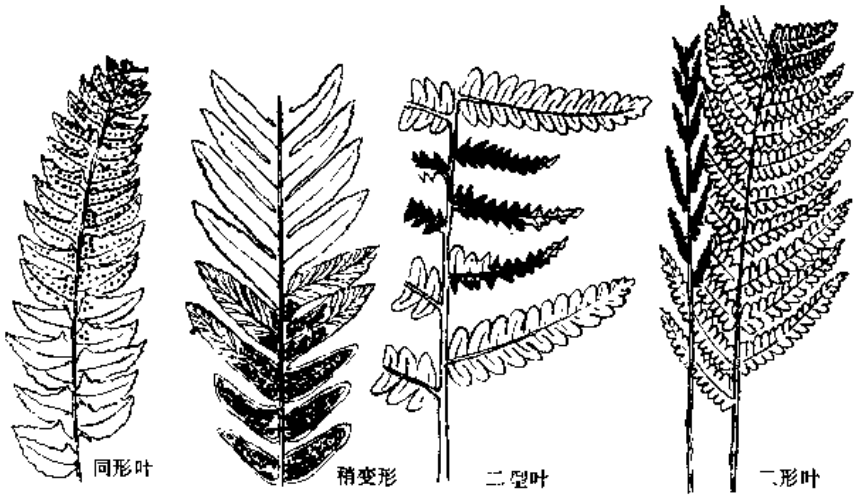


图 19—89　真蕨植物生殖叶的形态类型

孢子囊侧面互相连合，外包一囊套薄膜（图 19—90,4)。聚合囊有圆形、卵形、线形等沿侧脉着生，或位中脉两侧，是较原始类型。孢子囊群是较进化的类型，孢子囊之间分离，不相连合，但有囊群盖或无，囊群盖有杯状、唇状、鳞片状或伞状（图 19—90,6、7、8)。

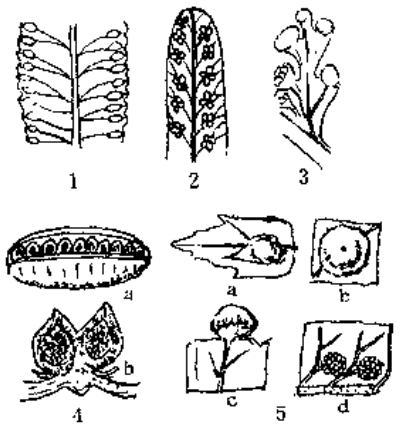


图 19—90　聚合囊或囊群的分布和形态

1—聚合囊位叶近边缘处；2—囊群位侧脉分叉处；3—囊群位叶脉顶端，为杯状囊群盖；4—聚合囊（*Marattia*），a—正面观；b—纵切面观；5—囊群盖的形态；a—侧生的鳞片状囊群盖；b—中生的辐射对称囊群盖；c—唇瓣状的囊群盖；d—裸露的囊群

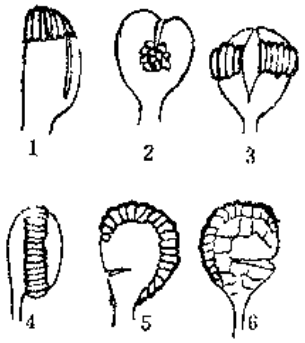


图 19—91　真蕨孢子囊环带类型

1—海金沙科；2—紫萁科；3—里白科；4—钐蕨科；5—马通科；蕨科；6—水龙骨科

孢子囊的壁由单层或多层细胞组成，是分亚纲的依据。薄囊蕨亚纲的孢子囊发育特殊的一列促使孢子囊开裂的厚壁细胞称为环带，环带的位置有顶生、腰生，横列或纵列，相应孢子囊裂口方式也不同（图 19—91）。

聚合囊形态和位置、孢子囊群的形态、着生的位置、囊群盖的形式以及孢子囊环带的位置等是真蕨纲分科的主要依据。

2．分类和化石代表　真蕨纲一般常用分类如下（仅列出化石较多的科）

原始蕨亚纲 Primofilices（目、科略）

厚囊蕨亚纲 Eusporangiatae

瓶儿小草目 Ophioglossales（略）

观音座莲目 Marattiales

星囊蕨科 Asterothecaceae

观音座莲科 Angiopteridaceae

合囊蕨科 Marattiaceae

薄囊蕨亚纲 Leptosporangioatae

真蕨目 Filicales

紫萁科 Osmundaceae

海金沙科 Schizaeaceae

里白科 Gleicheniaceae

马通科 Matoniaceae

蚌壳蕨科 Dicksoniaceae

双扇蕨科 Dipteridaceae

水龙骨科 Polypodiaceae

槐叶苹目 Salviniales

槐叶苹科 Salviniaceae（略）

分类位置不明的真蕨植物

3．原始蕨亚纲 Primofilices　最原始的真蕨植物，是介于裸蕨纲和真蕨纲间的过渡类型，尚未有典型真蕨之外貌，茎和叶的分化不明显，大多数是没有典型背腹面区别的叶子，只有二歧分裂并不同程度扁化的叶状枝。孢子囊单独地着生于小枝顶端。孢子囊壁由多层细胞组成。中泥盆世至二叠纪。

Protopteridium Krejči, 1880（原始蕨）植物体最高可达一米。二歧式至二歧合轴式分枝，幼枝拳卷状，末级枝条二歧分裂扁化似叶，但无叶脉。孢子囊长卵形，多个成束着生于小枝顶端（图 19—92）。中泥盆世。

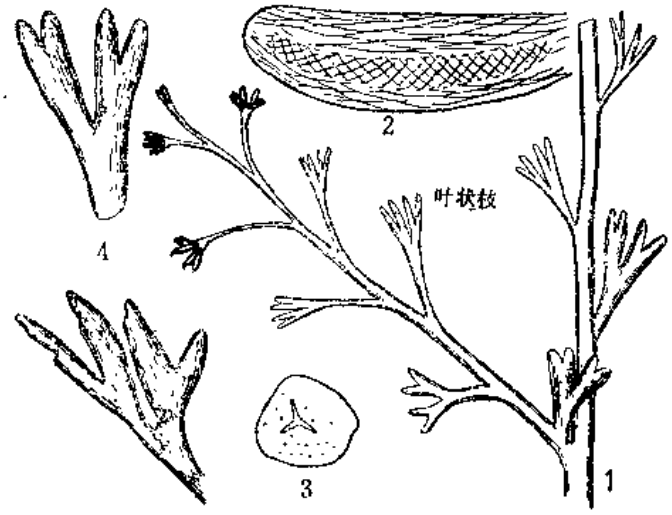


图 19—92　*Protopteridium minutum* Halle
1—蕨叶；2—孢子囊；3—孢子；4—扁化的叶状枝（放大）

4．厚囊蕨亚纲 Eusporangiatae　孢子囊的壁由数层细胞构成，孢子囊无环带。同孢。本亚纲中最发育的是观音座莲目 Marattiales。

现代观音座莲目主要生存于东南亚的热带雨林区。多年生草本。茎粗，根状茎或块状茎。叶大小差别大，巨大者可达 4—6 米，叶脉多数为羽状脉序。实羽片与裸羽片多同形，孢子囊分离，双行或为聚合囊。古生代石炭二叠纪本目极盛，成高大树蕨状（图19—93,1），大部分属于星囊蕨科，并延续至三叠纪。中生代早期观音座莲科，合囊蕨科发育。

1）星囊蕨科 Asterothecaceae

Psaronius Cotta, 1832（辉木，沙郎木）树蕨，茎上端丛生大型多次羽状复叶，叶柄羊齿型。茎干表面的印痕化石名 *Caulopteris*（蹄痕茎）（图 19—93,2），具有圆形的叶痕，螺旋状或纵行排列。外皮部分已脱落，只保存中柱外模及纵列条痕的，称为 *Ptychopteris*（皱痕茎）（图 19—93,2）。茎的石化化石称为 *Psaronius*（图 19—93,1.2），横切面上中央部分为网状中柱，由数层不连续同心环的维管束组成，周围有多个马蹄形的叶迹（叶柄维管束分出处）相间，最外是宽的皮层带，包含大量的不定根。实小羽片形状与裸小羽片同，孢子囊成各种形式的聚合囊着生于中脉两侧，可以分成若干自然属，如 *Asterotheca*（星囊蕨），*Acitheca*（尖囊蕨），*Ptychocarpus*（皱囊蕨）等（图 19—93,3）。当无生殖叶发现时，归入形态属 *Pecopteris*（栉羊齿）。石炭纪至二叠纪最盛，延至三叠纪。

Pecopteris Brongniart, 1822（栉羊齿）形态属。多次羽状分裂。小羽片以两侧边平行，顶端钝圆的椭圆形、长舌形为主（少数为三角形），以整个基部着生于羽轴两侧。小羽片分离或连合，一般全缘。羽状脉，中脉达顶端，侧脉分叉或否。具此叶形者绝大多数属于星囊蕨科，少数属于海金砂科和裸子植物种子蕨纲，本属已发现种极多，常以各种的特征异同程度不同分为若干组，每组包括相似的种。以小羽片长与宽之比例，中脉下延与否，侧脉分叉与否和其他叶基部、边缘的特征区别不同种（图 19—93,4）。石炭纪至三叠纪。

以晚石炭世至晚二叠世最盛。

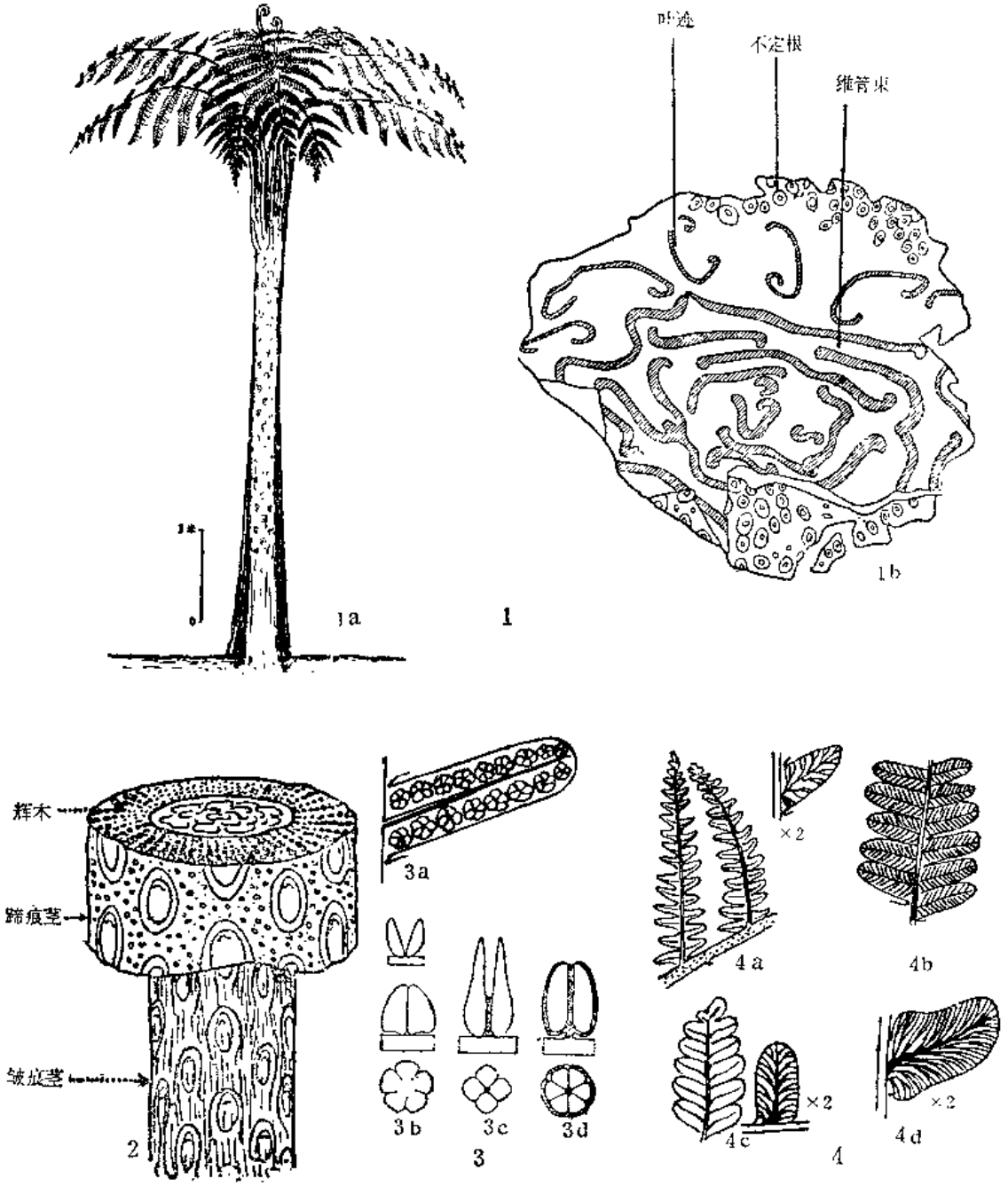


图 19—93 *Psaronius*植物体各部分综合图

1—*Psaronius stnensis* Sze，1a. 树蕨状植物体；1b. 茎的横切面；2—星囊蕨科树蕨茎干三种保存状态示意图；3—生殖叶，3a. 星囊在生殖羽片上的排列；3b. 星囊型；3c. 尖囊型；3d. 皱囊型；4—营养叶*Pecopteris*（栉羊齿）4a. *P. plumosa* (Artis) Brongn., C_2；4b. *P.* (*Asterotheca*) *hemitilioides* Brongn., C_2—P_1；4c. *P.* (*Asterotheca*) *orientalis* (Schenk) Pot., P_1—P_2；4d. *P. lativenosa* Halle, P_2

2）观音座莲科 Angiopteridaceae

Danaeopsis Heer, 1864（拟丹尼蕨） 蕨叶大，1—2次羽状分裂，小羽片带状，全缘，整个基部着生于轴，下延或略收缩。中脉粗，侧脉分叉1—2次，自中脉以锐角伸出，急向外弯，在近叶边缘处分叉结成稀疏网脉，基部下延处有邻脉。实羽片同形，孢子囊圆

形，各自分离，密布于羽片背面，成行排列于侧脉两边（图 19—94）。晚三叠世。我国中三叠世晚期开始出现。

Bernoullia Heer, 1877（贝尔瑙蕨） 蕨叶一或二次羽状分裂。小羽片长5—6厘米，线形至剑形，基部收缩，以基部中心点附着于轴上。中脉粗强，侧脉细密，分叉数次呈束状。实羽片较短，孢子囊成群地排列于中脉两侧，布满叶背面（图 19—95）。中三叠世晚期至晚三叠世。

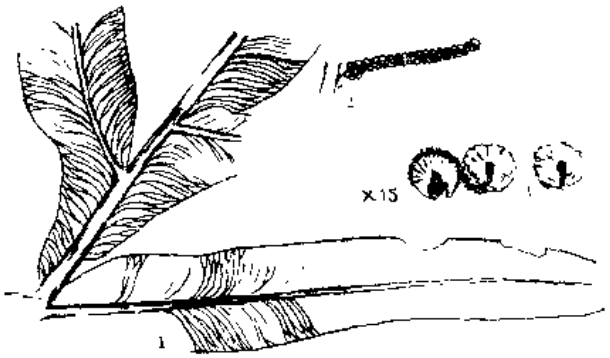


图 19—94 *Danaeopsis fecunda* Halle
1—蕨叶，示边缘网脉及基部邻脉；2—示侧脉两旁孢子囊的排列；3—孢子囊放大，示纵沟

图 19—95 *Bernoullia zeillari* Pán
1—营养羽片，2—生殖羽片

5．薄囊蕨亚纲Leptosporangioatae 本亚纲共同特征为孢子囊由一层细胞组成，孢子囊都有环带。根据孢子的异同分为真蕨目（Filicales），同孢，陆生；槐叶苹目(Salviniales)，异孢，水生，真蕨目依环带结构和位置划为若干科。

紫萁科Osmundaceae 本科现存者均为多年生草本，直立而粗壮的茎可高达 1 米，大型多次羽状复叶长达2—3米。孢子囊大，环带较原始，由一群盾形厚壁细胞组成，位于孢子囊顶端的一侧，纵裂。自二叠纪出现，晚三叠世至早白垩世极盛，分布广，第三纪时仍发育，现代衰退，仅存 3 属，分布在温带和热带的沼泽地。

Todites Seward, 1900（似托第蕨） 蕨叶的裸小羽片和实小羽片近似于现代的 *Todea*（托第蕨）（图19—89，2）。裸小羽片一般呈镰刀形，基部全部附着于羽轴，羽状脉。实小羽片同形或略退缩、卷曲，孢子囊圆形，沿侧脉密布于叶背面（图 19—96）。晚三叠世至早白垩世。世界各地。

Cladophlebis Brongniart, 1849（枝脉蕨） 蕨叶2—4次羽状分裂，小羽片形态似 *Pecopteris*，但常较大且多少呈镰刀状，全缘或具齿，顶端尖或圆凸。羽状脉，侧脉常分叉。*Cladophlebis* 是一个广泛应用的形态属，现在一般把自二叠纪至中生代具有本属形态而又未发现生殖叶片的蕨叶都归入本属。大多数的 *Cladophlebis* 可能属于紫萁科*Todites*，也有部分小羽片很小的类型属于里白科或海金沙科（图 19—96）。二叠纪至早白垩世。世界各地。

海金沙科 Schizaeaceae 现代的海金沙科只有 4 属 100 余种，大部分生活于热带区，但本科最早的代表自石炭纪就已出现，中生代晚侏罗世晚期至早白垩世最盛。大多数植物体中等大小，也有很小或相当大。羽状复叶或二歧分叉叶，羽状脉为主，中脉常较细，近楔羊齿脉序。孢子囊大，不成囊群，常着生于叶之边缘或叶脉顶端近边缘处。环带横列位

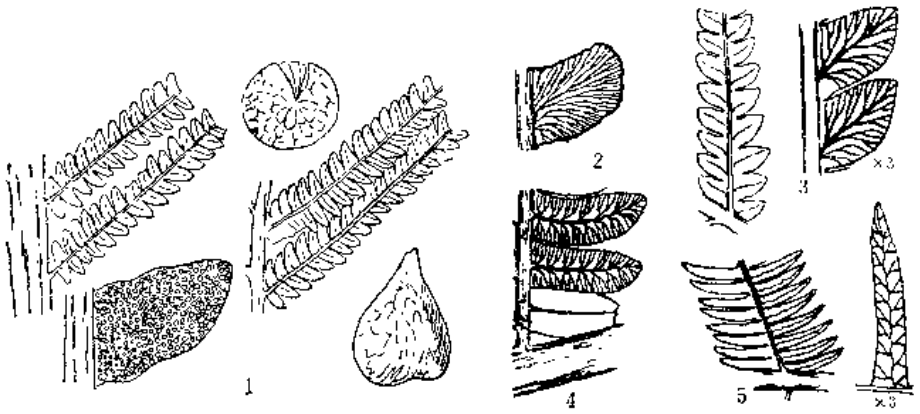


图 19—96 *Todites*（拟托第蕨）和*Cladophlebis*（枝脉蕨）

1—*Todites*实小羽片和孢子囊；2—*Todites* (*Cladophlebis*) *shensiensis* (Pán)，T_2—T_3；3—*Cladophlebis gracilis* Sze，T_3；4—*Cl. asiatica* Chow et Yeh，J_{1-2}；5—*Cl. delicatula* Yabe et Ôishi，J_1—K_1

于孢子囊顶端呈帽状。纵裂（图19—91,1）。

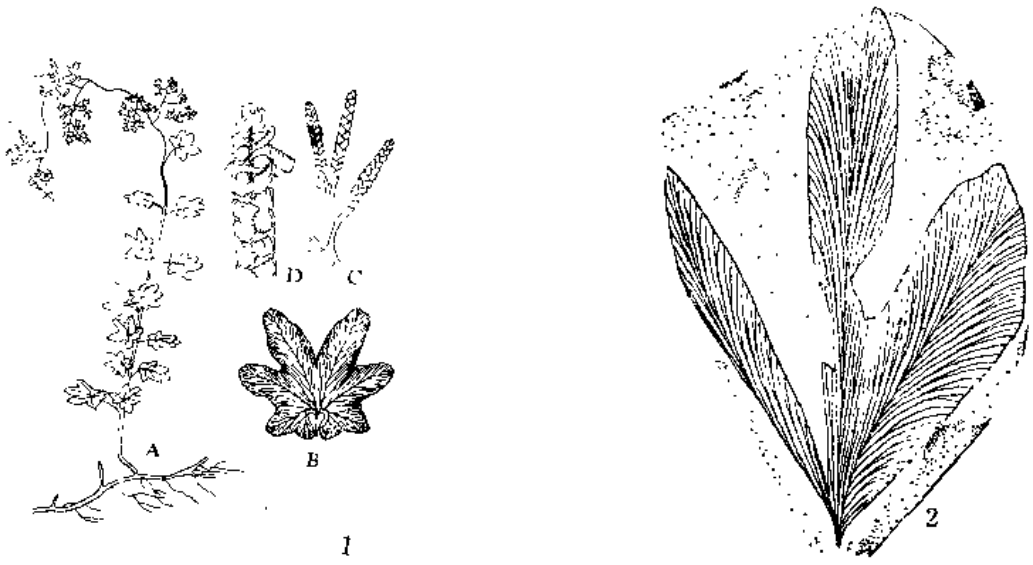


图 19—97 *Lygodium*海金沙

1—*Lygodium polmatum* 现代的海金沙，约×1/10，A—植物体；B—营养叶；C—生殖叶；D—生殖叶的放大示孢子囊有裂片保护。2—*Lygodium kaulfussii* Heer, R.

Lygodium Swartz, 1801（海金沙） 攀援植物，根状茎，叶轴很长，羽片掌状深裂几乎达基部，小羽片披针形至长圆形，羽状脉，侧脉二歧分叉。实羽片狭缩，边缘具孢子囊（图19—97,2）。三叠纪至现代。盛于白垩纪至现代。

Ruffordia Seward, 1894（鲁福德蕨） 蕨叶很纤弱，3—4次羽状分裂，各级羽轴纤细。小羽片边缘微裂，基部收缩呈楔羊齿型、线形或狭楔形，顶端尖凸或具细齿，实小羽片较短而宽，叶膜退缩（图19—98）。晚侏罗世至早白垩世。

里白科 Gleicheniaceae 本科自石炭纪就出现，中生代尤其在早白垩世达极盛期，现存 6 属，分布于热带区。蕨叶羽状，常呈假二歧分枝，小羽片枝脉蕨型或楔羊齿型。孢子

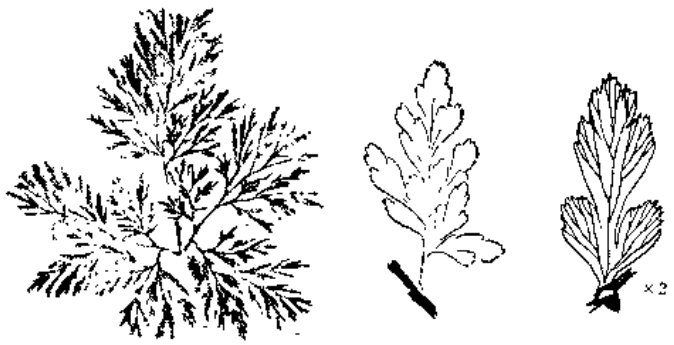


图 19—98 *Ruffordia goepperti* (Dunker) Sew., ×9/10

囊多个组成囊群，无囊群盖，位于同形叶的侧脉上。环带横生于孢子囊的中上部，纵裂（图19—91、3）。

Gleichenites Seward, 1926 (non Goeppert) （似里白） 蕨叶形态和现代广义的里白科的植物极相近。蕨叶羽状分裂，羽轴假二歧分枝，小羽片枝脉蕨型，大多数小。孢子囊群小，圆形，着生于分叉侧脉的前支脉上或分叉处（图 19—99）。北半球晚三叠世至白垩纪，以早白垩世最盛。

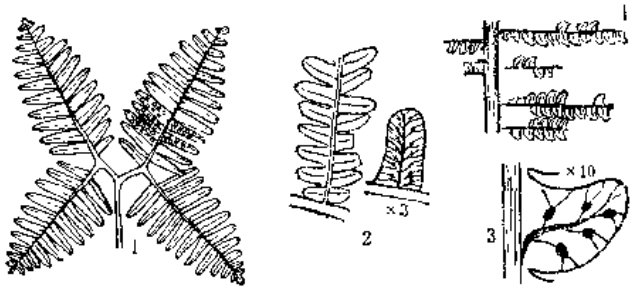


图 19—99 里白科各属

1—*Gleichenia linealiformis*, K_2; 2—*Gleichenites cycadii* (Schenk) Prynada, K_1;
3—*Gleichenites gieseckianus* (Heer) Seward, K_1

马通蕨科Matoniaceae 马通蕨科化石代表自晚三叠世即出现，侏罗纪至早白垩世极盛，现代衰退，只有二属，分布于亚洲的热带区，如 *Matonia*（马通蕨）（图19—100,1），匍匐根状茎，长叶柄，顶端二分叉后又各自不等二歧式分出很多羽片使整个叶成掌状，羽片羽状分裂，羽状脉或简单网脉。孢子囊组成囊群着生于小羽片基部，有斜而完全的环带，横裂。

Phlebopteris Brongniart, emend. Hirmer et Hoerhammer, 1936（异脉蕨） 蕨叶似现代马通蕨，但叶柄顶端二分叉不明显，羽片呈掌状或鸟足状丛生。羽片一次分裂，小羽片椭圆形至线形，羽状脉或简单网脉；囊群无盖，6—13 个叠瓦式排成陀螺状，位中脉两侧（图19—100,2）。晚三叠世至早白垩世。

蚌壳蕨科Dicksoniaceae 蚌壳蕨科现生存的有 4 属，分布于热带及南半球温带区，大多数代表为树蕨，树干高直，顶端丛生大型多次羽状复叶。孢子囊聚成囊群，为杯状或双唇状的囊群盖所包围，着生于叶脉的顶端（图19—101）。孢子囊具纵斜环带，横裂。本科在侏罗纪至早白垩世曾广泛分布于世界各地，代表属为*Coniopteris*（锥叶蕨）。还有可能属

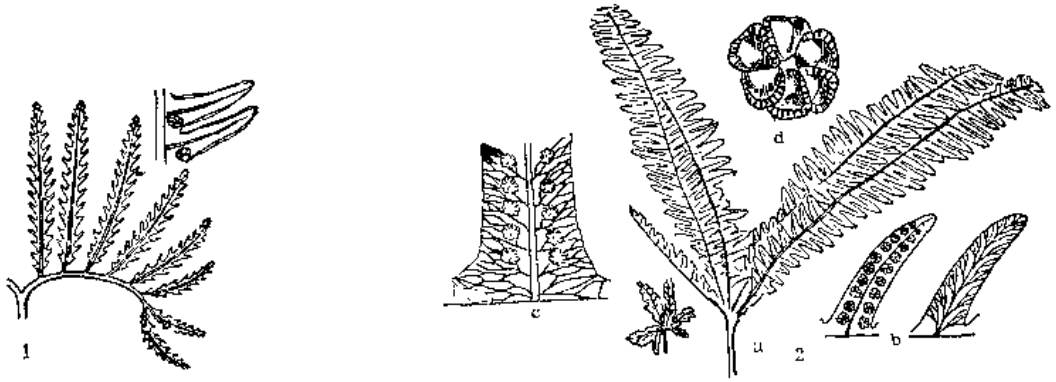


图 19—100 马通蕨科各属

1—*Matonia pectinata* R. Br; 2—*Phlebopteris*异脉蕨 a—蕨叶; b—羽状脉及囊群分布位置; c—网状脉; d—孢子囊群排列方式

此科的 *Acanthopteris*（刺蕨），它是北半球早白垩世的重要植物。

Coniopteris Brongmiart, 1849（锥叶蕨） 蕨叶2—3次羽状分裂，羽片线形至披针形，以宽角着生于轴上。小羽片楔羊齿型，基部收缩边缘分裂为裂片。叶脉羽状，细弱中脉不显著。羽片基部下行具变态小羽片，它的后瓣裂片成线形并指向后方。实小羽片的裂片常退化，仅留柄状的中脉或侧脉，囊群具杯状的囊群盖如现代的密锥蕨着生于叶脉顶端，在化石印痕上囊群呈扁圆形。常见种为*C. hymenophylloides*（膜蕨型锥叶蕨）(图19—102)。世界各地，侏罗纪至早白垩世，以侏罗纪最繁盛。

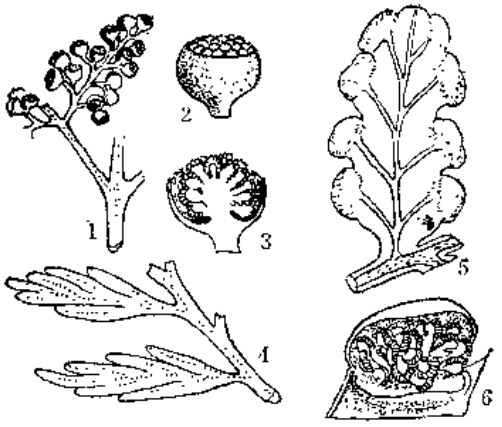


图 19—101 现代蚌壳蕨科植物

1,2,3,4—*Thyrsopteris*（密锥蕨），1至3为生殖叶，叶片退缩，孢子囊群为杯状囊群盖所包围，位于侧脉的先端(边缘生)；5,6—*Dicksonia*（蚌壳蕨），孢子囊群为双唇状囊群盖包围，位于侧脉尖端，叶片不退缩

Acanthopteris Sze, 1931, emend. Chow, 1974,（刺蕨） 大型蕨叶，至少3次羽状分裂，主轴劲直，具棱。末次羽片以45°角伸出，小羽片楔羊齿型，呈多少成镰刀状的三角形至窄披针形，与轴成锐角。相邻末次羽片之间具间小羽片，羽状脉细而弱，侧脉分叉或否。实羽片位蕨叶顶部，实小羽片强烈退缩，囊群大而圆略呈棒锤状着生于退缩小羽片顶端（图19—103）。苏联、中国、北美、日本早白垩世。〔注〕*Coniopteris onychioides*（拟金粉型锥叶蕨）应归入本属，*Birisia* 应为本属的同义名。它的裸羽片与 *Onychiopsis*（拟金粉蕨）甚似，但后者羽轴纤弱，小羽片楔羊齿型，二者实羽片完全不同。本属与锥叶蕨的区别是后者小羽片楔羊齿型。

双扇蕨科Dipteridaceae 双扇蕨科极盛于晚三叠世，部分延至侏罗纪，少数进入早白垩世，现代仅存一属 *Dipteris*（双扇蕨）分布在亚洲东南部的热带、亚热带区。双扇蕨(图19—104、1)具根状茎，长叶柄，柄顶端二歧分叉，各着生一呈二歧分裂的叶片，主脉亦辐射状二歧分叉，侧脉复杂网状。孢子囊群无盖，着生于叶背面的网脉中，孢子囊具微斜的

图 19—102 Coniopteris 锥叶蕨

1—3.*C. hymenophylloides* Brongniart, J; 1—2营养叶; 3—生殖叶; 4—5.*C. tatungensis* Sze, J; 4—生殖叶; 5—营养叶

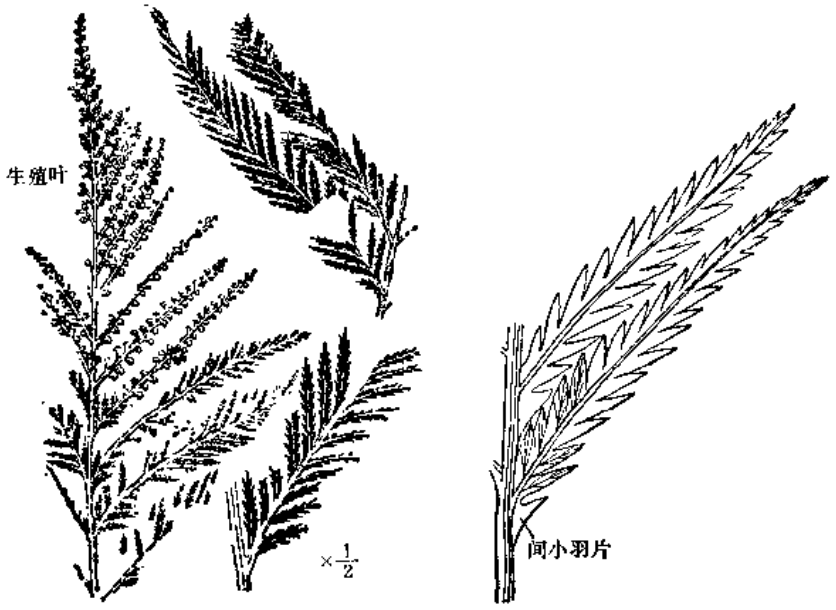


图 19—103 *Acanthopteris gothani* Sze et Chow

左—具生殖羽片的三羽状蕨叶，旁为末二次羽片；右—示小羽片形状、叶脉和间小羽片

环带，横裂。

检 索 表

1. 主叶柄顶端二歧分叉后，各分枝上羽片分明
   2. 羽片掌状着生于微二分叉的主叶柄顶端；羽片深裂达基部，裂片细长，侧脉与支脉间粗细不分明 …… *Thaumatopteris*（异脉蕨），T_3—J_2
   2. 主叶柄上端二分叉后内弯成弧状，羽片着生于外侧，羽片波状至齿状裂开，各级脉粗细分明 …… *Dictyophyllum*（网叶蕨）T_3—J_2
   2. 主叶柄二分叉后外弯，羽片着生于内侧成掌状，基部常连合，羽片浅裂，第三次脉成较明显的格子状 …… *Clathropteris*（格子蕨）T_3—J_2
   2. 主叶柄二分叉后螺旋状扭曲，羽片不着生在同一个平面，羽片叶膜极窄 …… *Camptopteris*（扭枝蕨），T_3
1. 主叶柄分叉后，无羽片分出，成1—2个叶瓣。主脉二歧分叉。
   3. 主叶柄顶端具明显的两个叶瓣，各瓣二歧状分裂 …… *Dipteris*（双扇蕨）Rec.

3．主叶柄顶端的二个叶瓣常合为一瓣，全缘、波状至二歧分裂 ……*Hausmannia*（豪士曼蕨），T_3—K_1

1．主叶柄情况不明，蕨叶2—3次羽状分裂，具间小羽片 ……*Goeppertella*（葛伯特蕨），T_3

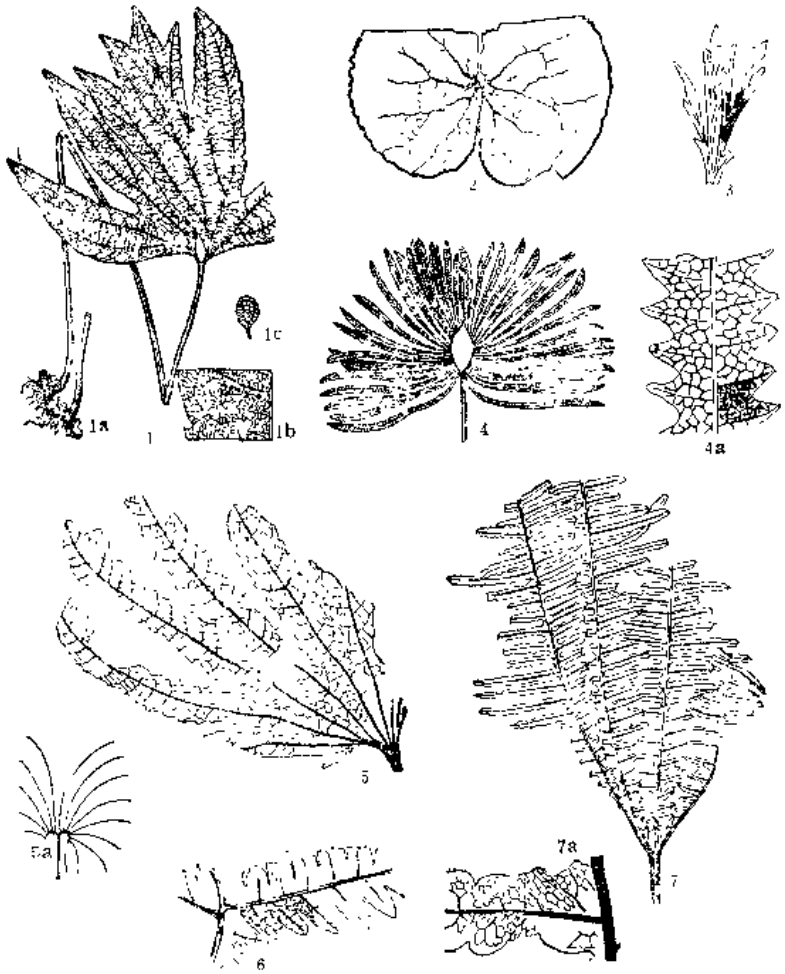


图 19—104　双扇蕨科各属

1—*Dipteris*，1a．植物体，1b．叶脉，示重网，1c．孢子囊；2—*Hausmannia* (*Protorhipis*) *ussuriensis* Kryshto.，T_3—J_2；3—*Hausmannia dichotoma* K_1；4—*Dictyophyllum exile* (Brauns) Nath. 蕨叶复原图，T_3；4a.示重网脉；5—*Clathropteris meniscioides* Brongn.，T_3—J_1；5a.蕨叶的羽片着生方式；6—*Goeppertella kwangyüanensis* Li 约×1/2，T_3；7—*Thaumatopteris schenki* Nath. ×1/2，7a．示叶脉，T_3—J_1

Dictyophyllum Lindley & Hutton, 1834（网叶蕨）　蕨叶大，具长柄，柄顶端二歧分叉，每个分枝叉轴式分枝向内弯成弧形，外侧辐射状着生羽片。羽片基部相连或否，羽片裂成三角形至镰刀状小羽片，各具中脉，侧脉以直角伸出，结成多边形网格，网内有细脉结成小网（图19—104,4）。北半球晚三叠世至中侏罗世。

Clathropteris Brongniart, 1828（格子蕨）　叶大，叶柄二歧分叉后，每个分枝又叉轴式分枝向外弯曲，内侧分出羽片，羽片浅裂成锯齿状，中脉粗直，侧脉羽状，第三次脉近直角伸出，互相连结成长方格网，网内有细网脉及盲脉（图19—104,5）。北半球晚三叠世至中侏罗世，以晚三叠世至早侏罗世最常见。

Goeppertella Ôishi et Yamasita, 1936（葛伯特蕨）　叶大，至少2—3次羽状分裂，各次羽片及小羽片都以直角伸出，小羽片披针形至椭圆形，基部微连，中脉和侧脉亦以直角伸出，侧脉及细脉结成多角形复杂网脉。在末二次羽轴上有一至多个间小羽片（图19—

104、6)。德国、格林兰、中国、越南、日本晚三叠世。〔注〕本属因蕨叶作多次羽状分裂，近有归入与双扇蕨科相近的一个新科内，见《西南地区古生物图册》。

水龙骨科 Polypodiaceae（广义） 水龙骨科在现代真蕨植物中最繁盛（可细分为很多科）。孢子囊小，具短柄，环带纵生，不完全，横裂。本科化石很少，最早出现于中侏罗世，新生代较盛直到现代。

Onychiopsis Yokoyama, 1889（拟金粉蕨） 蕨叶细弱，2—3次羽状分裂，羽片线形与轴成锐角，小羽片楔羊齿型，呈伸长的披针形，顶端尖锐，全缘或浅裂，与羽轴成小锐角。叶脉常不明显。实小羽片呈卵形或椭圆形，中脉明显，囊群具囊群盖，位中脉两侧（图19—105）。世界各地晚侏罗世至早白垩世。

6．分类不明的真蕨植物

Neuropteridium Schimper, 1869（准脉羊齿，羽羊齿） 一次羽状复叶，线形，羽轴粗壮。小羽片舌形至宽线形，排列紧，基部略呈耳状或心形，但仍附着于羽轴两侧。羽状脉的中脉不达顶端即消散，侧脉分叉数次。生殖羽片尚不清楚，一般认为属于真蕨植物（图19—106）。晚二叠世至早三叠世。

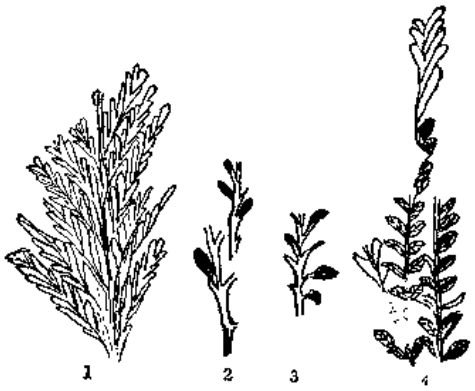


图 19—105 *Onychiopsis elongata* (Geyler) Yokoyama
1—营养叶，2、3、4—生殖叶，实小羽片呈卵形

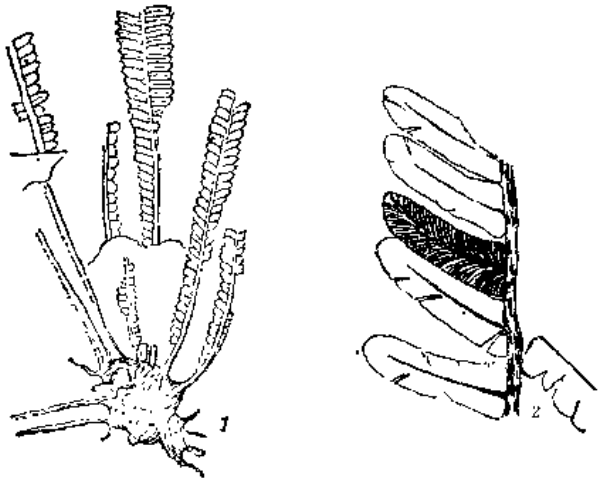


图 19—106 *Neuropteridium*
1—*Neuropteridium intermedium* Schimp. et Mong. 约×1/6, T_{11}; 2—*N. coreanicum* Koiwai ×2/3, P_2

Gigantonoclea Koidz. emend. Gu et Zhi, 1974（单网羊齿） 至少为一次羽状复叶。小羽片大，披针形、长椭圆形或卵形，全缘、波状、锯齿或圆齿。中脉较粗；侧脉分1—3级；细脉分叉结成简单网，网眼长多角形，具伴网眼，有时具缝脉，盲脉（图19—107）。二叠纪至早三叠世，以早二叠世晚期至晚二叠世最盛。

Gigantopteris Schenk, 1883 emend. Gu et Zhi（大羽羊齿） 大型单叶或单羽状复叶，叶（或小羽片）倒卵形、歪心形或长椭圆形，全缘、波状或齿状。中脉粗，1—3级侧脉羽状，2或3级侧脉结成大网眼，并分出细脉组成小网，套叠成重网脉，有时具盲脉（图19—108）。晚二叠世到早三叠世，晚二叠世极盛于华夏区。

Chiropteris Kurr, 1845（掌蕨） 单叶；具长柄。叶片宽扇形、肾形，全缘或不规则掌状分裂为裂片。脉自茎部辐射状伸出，多次二歧分叉结成长菱形简单网，少数种具有

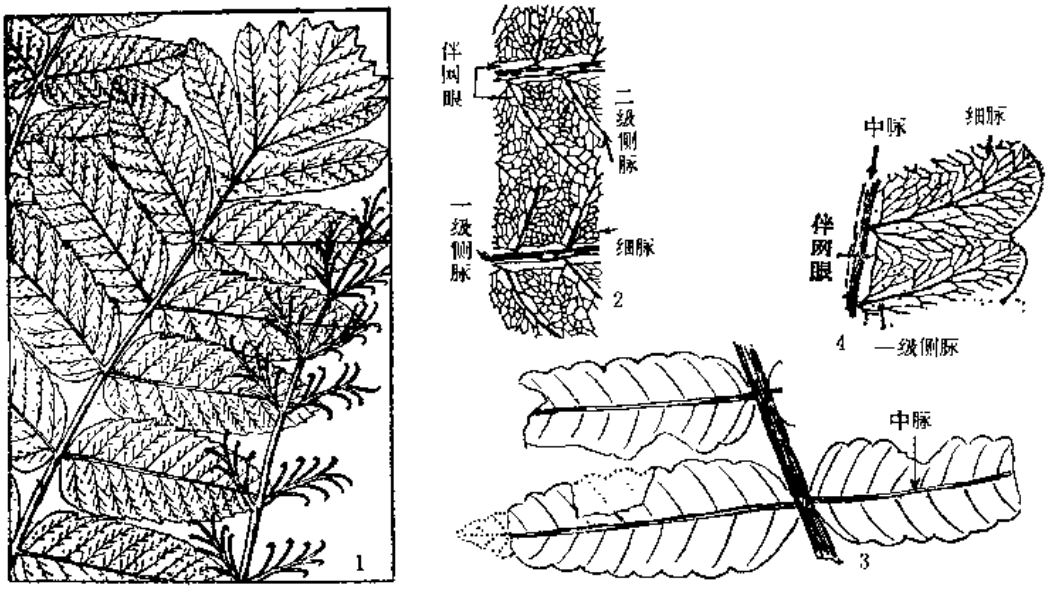


图 19—107 *Gigantonoclea*

1—*G. hallei* (Asama) Gu et Zhi复原图；2—叶脉，$P\frac{1}{2}$；3—*G. lagrelii* (Halle) Koidz. 蕨叶形状；4—叶脉，$P\frac{3}{4}$—$P\frac{1}{2}$

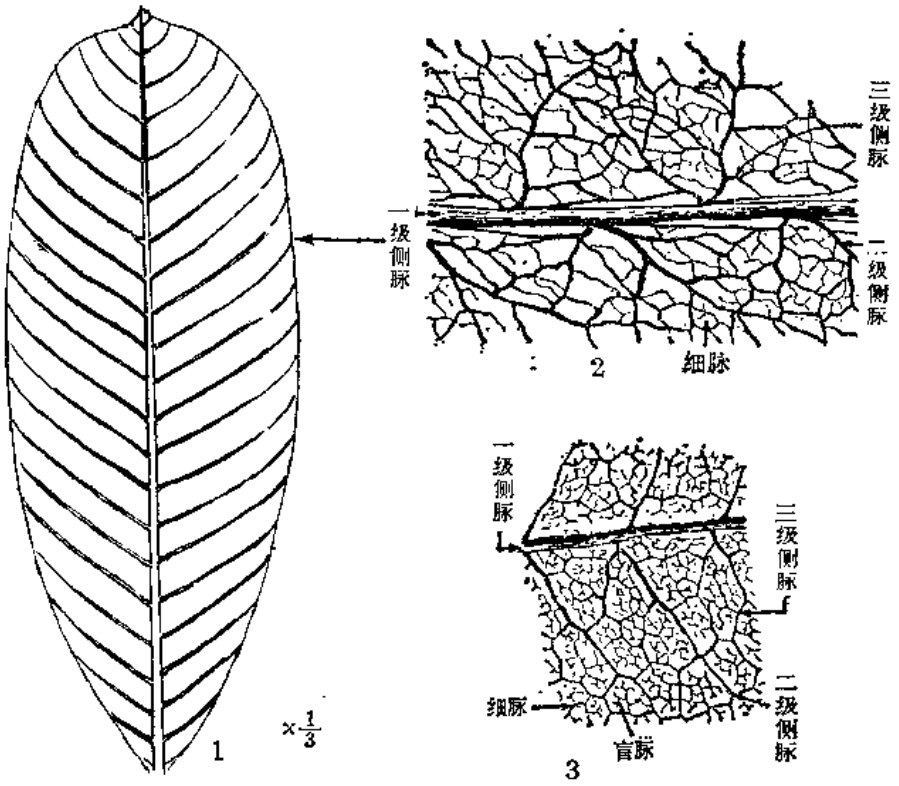


图 19—108 *Gigantopteris*

1—*G. nicotianaefolia* Schenk, emend. Gu et Zhi 叶的复原图；2—示重网脉；3—*G. dictyophylloides* Gu et Zhi 的重网脉

数条主脉。晚二叠世至晚三叠世。

7．分类不明的蕨类植物

Tingia Halle, 1915（丁氏蕨） 枝条羽叶状，具背腹性。叶呈四行排列，上两行叶大，倒卵形至长椭圆形，与枝轴成宽角，略呈半抱茎状，侧边全缘，顶端裂成齿状；下两行叶窄小，位于枝背面，紧贴于枝轴，并指向枝的前方。平行脉或近扇状脉。本属曾发现过成四列状的孢子叶穗，但归属意见不一，一般列入瓢叶目（Noeggerathiales）归于真蕨纲，也有把此目附于节蕨纲之后（图19—110）。晚石炭世至晚二叠世。华夏植物区特有属。

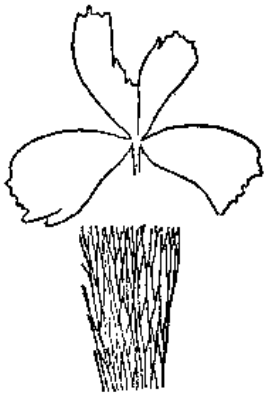


图 19—109 *Chiropteris*
上—叶形态；下—叶脉

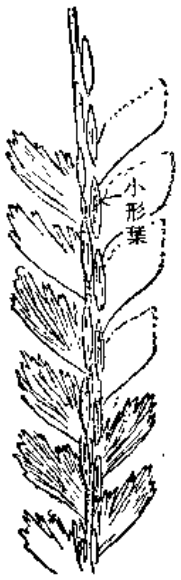


图 19—110 *Tingia partita* Halle

8．地史分布、生态环境及演化

现代真蕨植物约有300多属，10000多种，广布于世界各地，但以在热带、亚热带潮湿区域最为繁盛。我国南部、东南亚及南太平洋为真蕨植物最丰富的区域。真蕨纲大多数是草本类型，在热带雨林区也有树蕨如桫椤科的*Cyathea*（桫椤）等，高可达15—25米，茎干粗达25—50厘米。晚古生代石炭、二叠纪时，树蕨型的星囊蕨科很繁荣，植物体高大，具发达的气生根，与鳞木目、木贼目和科达纲等共同组成热带沼泽森林的主体；侏罗纪到早白垩世的蚌壳蕨科的植物也可能是树蕨型的。属于森林下层的草本类型则是更为普遍，形态多样化，绝大多数具有大型而薄的叶，有的还具有长叶柄，也有植物体小而纤弱的形式。中生代各科，形态和现代生存者可相比较，并进而证明了地史时期真蕨植物亦适生于阴湿的温带或热带、亚热带地区。

真蕨纲最早发现于中泥盆世，为原始蕨亚纲各科属。石炭纪起大为发展，中、晚石炭世至二叠纪，以厚囊蕨亚纲星囊蕨科为主，薄囊蕨亚纲海金沙科和里白科的早期代表也已出现。二叠纪时大羽羊齿类及其他一些分类不明蕨类如*Tingia*等在华夏植物地理区极盛。大部分古生代属在二叠纪末绝灭，少数延至中生代。中生代真蕨纲新出现的科属，大多数延续到现代，但繁盛期不同。早、中三叠世的真蕨植物主要是古生代类型的延续，如*Asterotheca*, *Neuropteridium*等。中三叠世晚期，一些中生代兴起的科已出现，如观音座莲科的*Danaeopsis*、*Bernoullia*以及紫萁科的*Todites*等。至晚三叠世起，真蕨植物进入一个新的极盛时期，除了观音座莲科、紫萁科外，合囊蕨科、双扇蕨科、马通科俱盛，尤

以双扇蕨科各属为最。侏罗纪早期真蕨植物面貌似晚三叠世，但开始出现蚌壳蕨科的*Coniopteris*等，它们在中侏罗世与紫萁科共同构成真蕨植物的主要组分。晚侏罗世到早白垩世，除了蚌壳蕨科的*Coniopteris*、*Acanthopteris*外，海金沙科、马通科和里白科达到极盛时期，如*Ruffordia*, *Klukia*, *Gleichinites*等，双扇蕨科只残存狭义的*Hausmannia*，还有较进化的水龙骨科（广义）代表*Onychiopsis*。晚白垩世至第三纪，以水龙骨科为主，并延续繁盛到现代。还有部分紫萁科和水生槐叶苹目植物，但在整个植物界中已退居很次要的地位。

真蕨纲起源于裸蕨纲，原始蕨亚纲的某些属是它们的过渡类型，如*Protopteridium*，它的扁化叶状枝是真蕨纲大型羽状复叶的雏型，一般认为真蕨纲的大型叶是由裸蕨植物巨大的分枝系统“扁化”发展而来（顶枝起源叶），网状中柱内有大的叶隙。真蕨纲与石松纲、节蕨纲都起源于裸蕨纲，但各纲在进化路程上，发展情况不一，真蕨纲因具有叶隙，使通向大型羽状复叶的运输机能增强，并增加薄壁活细胞与木质部之间的接触面，保证叶子能得到充分的营养和水分，蕨叶极为发达，适应环境的可塑性强，能产生形态上和功能上的多样变化而很快地发展。从地史分布看来，石松纲、节蕨纲只在石炭、二叠纪大盛，中生代就开始衰退，现代仅残存很少属种；而真蕨纲在石炭、二叠纪，中生代直到现代各有其繁盛的类别，并由它的原始类型中产生出种子植物的祖先，这说明在生物界进化过程中，各类生物本身的结构特征是进化的主要因素。

十二、裸子植物门(Gymnospermae)

（一）一般特征

裸子植物是种子植物中的一个大的类群，比蕨类植物门进化，以种子繁殖是它最本质的特征。

裸子植物是异孢植物，生殖器官大多数由单性的雌球花（大孢子叶球）和雄球花（小孢子叶球）组成。少数为两性花。雌蕊（大孢子叶）上着生胚珠（相当于蕨类植物的大孢子囊，但结构复杂，由珠被和珠心组成）。雄蕊（小孢子叶）着生花粉囊（相当于蕨类植物的小孢子囊）。世代交替不明显，孢子体发达，其有性世代不形成单独的植物体（配子体），配子体寄生于母孢子体上，即雌雄性生殖器官。有性生殖中不再产生具鞭毛的精子（原始类型除外），而是借助花粉粒（雄性生殖细胞，相当于蕨类植物的小孢子）伸出的花粉管把不动的精子送入胚珠内与卵细胞结合，受精作用不必像蕨类植物那样依赖于水。受精卵发育成胚，最后形成种子（图19—111）。

种子是多细胞的器官，结构复杂，自身即是一个幼小而完整的孢子体，它在成熟后才脱离母体，在合适的条件下即能发育成长。种子外面有种皮（由珠被形成）保护，自身具有营养物质（胚乳），在不利的条件下能较长时间保持休眠能力，它远比蕨类植物散布的单细胞结构的孢子更能适应干旱的环境。种子植物的出现是植物界进化史上又一巨大的飞跃。裸子植物与比它更高级的被子植物最主要的区别是前者种子裸露，没有果实包被。

裸子植物都是多年生木本，乔木或灌木，无草本及水生类型。单轴式分枝。输导组织维管束比蕨类植物进步，表现在有次生木质部，有的还很发达。木质部由具缘纹孔的管胞组成，输水力及支持力均增强，但尚无导管；韧皮部由筛胞组成，无筛管及伴胞，有别于

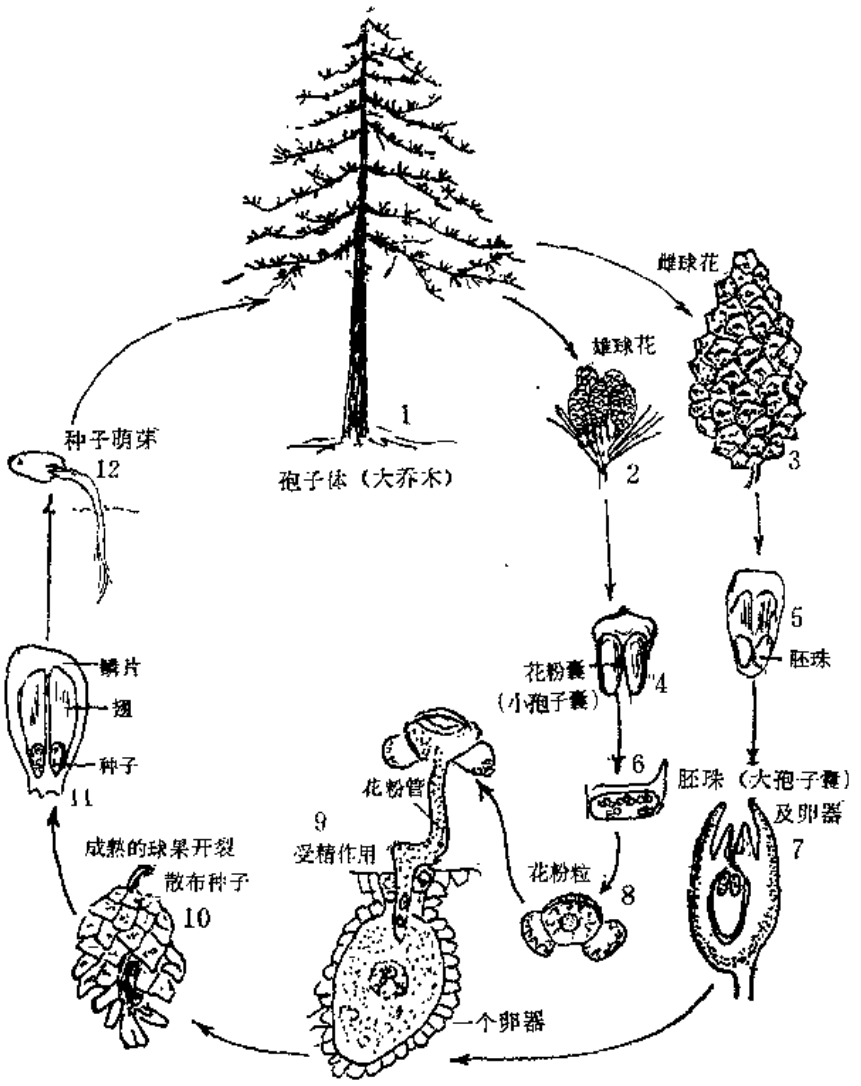


图 19—111　松的生活史

被子植物。

裸子植物的叶器官有两种形态进化路线。有的具大型羽状复叶，以获得较大的光合作用表面积，如种子蕨纲和苏铁纲；另一种更普遍的则是茎的多分枝而叶相对较小，且形态简单有扇形、线形、针状、鳞片状等，例如银杏纲、松柏纲等。

最早的裸子植物自晚泥盆世出现，石炭二叠纪时，其原始类型曾一度繁盛，至中生代达到极度发展，分布广泛，种类很多，在当时的植物界占统治地位，故一般也称中生代为裸子植物时代，直至中生代末期（早白垩世末期至晚白垩世），被子植物兴起，裸子植物才退居次要地位。现代尚有700余种，绝大部分属于松柏纲。

本门依据生殖器官、茎的结构和叶的特征分为种子蕨纲、苏铁纲、银杏纲、科达纲、松柏纲和买麻藤纲（略）。有的分类法把科达纲归入松柏纲为一个目。

（二）种子蕨纲Pteridospermopsida

1．特征　种子蕨纲是裸子植物门中最原始的一类，最早发现于晚泥盆世，石炭纪至早二叠世达于极盛，晚二叠世衰退，少数延续至中生代，可能至晚白垩世绝灭。此类植物

最常见的叶部化石，也是大型羽状复叶，与真蕨纲几乎无法区别，不同的是生殖叶上长有种子，故名。

植物体不很大，小乔木或灌木，分枝很少。网状中柱，与真蕨纲不同的是具有次生组组，而与苏铁纲相近，在没有发现种子以前，曾名为苏铁羊齿类（Cycadofilices）。叶大多数为大型羽状复叶，和真蕨稍有不同处为蕨叶下部常二歧分叉；有的常有同形或变形的间小羽片，叶膜的角质层坚强，较厚。种子不集成球果而是单个地直接长在不变形或略变形的羽片（小羽片）或羽轴上。中生代种子蕨的种子常多个着生在一起。我国石炭二叠纪陆相地层中发现过相当多着生种子的蕨叶而驰名于世（图19—112）。

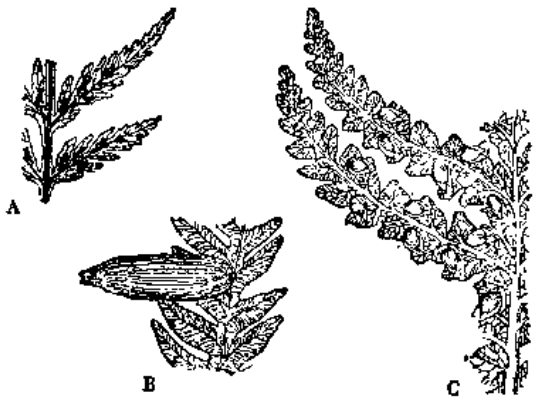


图 19—112　具有种子的蕨叶化石

A—*Sphenopteris tenuis* Schenk；B—*Alethopteris norinii* Halle；C—*Emplectopteris triangularis* Halle；均产于山西太原早二叠世下石盒子组

2．分类　在古生代、中生代都曾发现过一些叶、茎、种子和花粉囊等器官，因而植物体彼此间关系略为清楚的可分为若干科（见表19—1），但存在不同的看法，如中生代种子蕨也有认为种子着生方式与古生代的不同，不一定是种子蕨。绝大多数古生代的蕨形叶，由于生殖器官化石缺乏，无法确定其自然分类位置，因此常采用形态分类，即依据蕨型叶的形态、叶脉型式、与轴的关系等划分类和属

种子蕨纲的分类　　表 19—1

时代	科别	蕨叶	种子或带种子的器官	花粉囊或传粉器官	茎干
古生代	Lyginopteridaceae 皱羊齿科	*Sphenopteris*（楔羊齿） *Pecopteris*（栉羊齿）等	*Lagenostoma*（瓶籽）等	略	*Lyginopteris*（皱羊齿） *Heterangium*（异木）
	Medullosaceae髓木科	*Alethopteris*（座延羊齿） *Linopteris*（网羊齿） *Neuropteris*（脉羊齿）等	*Trigonocarpus*（三角籽） *Rhabdocarpus*（棒籽）等	略	*Medullosa*（髓木）
	Calamopityaceae 芦茎羊齿科	不明	不明	不明	略
	Emplectopteridaceae 织羊齿科	*Emplectopteris*（织羊齿） *Emplectopteridium*（准织羊齿）	*Cordaicarpus*（科达籽） *Gigantosperm*（?）（巨籽）（?）	不明	不明
中生代	Peltaspermaceae 盾形种子科	*Lepidopteris*（鳞羊齿） *Thinnfeldia*（丁菲羊齿）	*Peltaspermum*	略	不明
	Corystospermaceae 盔形种子科	*Dicroidium*（双头羊齿） *Stenopteris*（狭羊齿） *Ptilozamites*（叉羽叶）等	略	略	不明

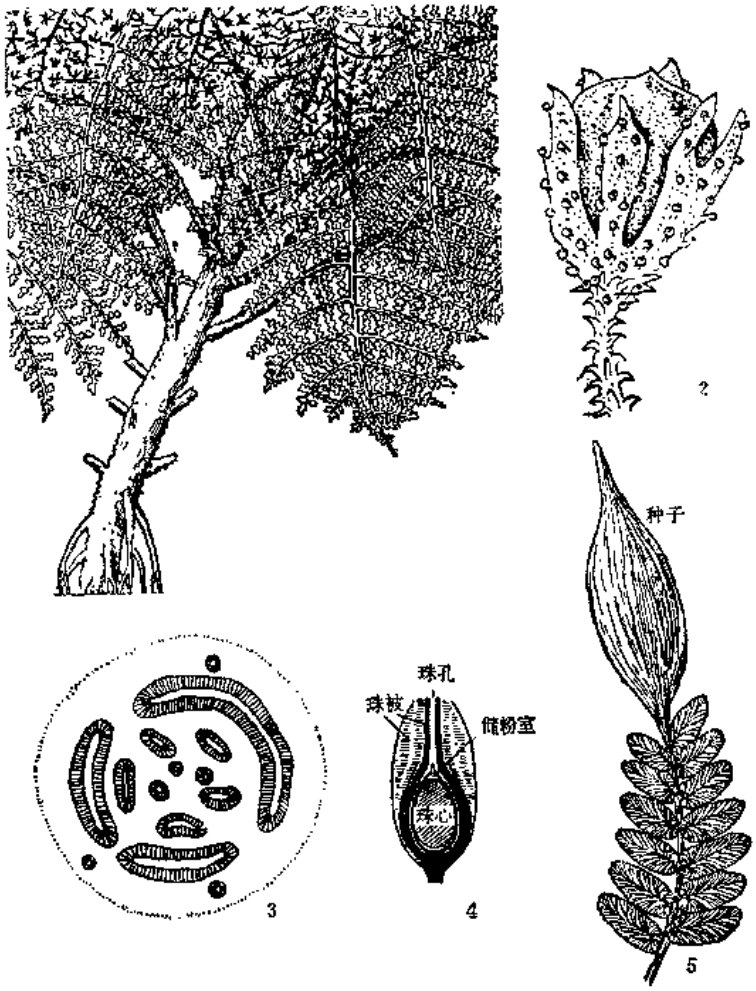


图 19—113　种子蕨纲的两个科

1—皱羊齿科的*Lyginopteris*（皱羊齿）植物体复原图；2—*Lagenostoma*（瓶籽）；3—髓木科的茎干*Medullosa*（髓木）的横切面；4—*Trigonocarpus*（三棱籽）的纵剖面；5—髓木科顶端具种子的蕨叶*Neuropteris heterophylla* Brongn.

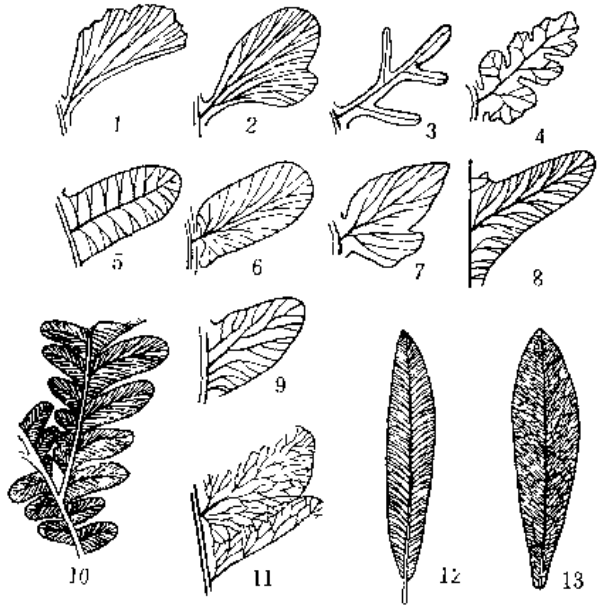


图 19—114　蕨形叶的类型

1—扇羊齿；2—准楔羊齿；3—针羊齿；4—楔羊齿；5—栉羊齿；6—脉羊齿；7—畸羊齿；8—盾延羊齿；9—齿羊齿；10—美羊齿；11—单网羊齿；12—带羊齿；13—舌羊齿

（见表19—2），它包括可能属于真蕨纲或种子蕨纲的化石植物。高等植物的叶子是植物体的主要组成部分，它的形态变化，在某种程度上也包含着相当部分自然系统的因素。

古生代蕨形叶形态分类　　表 19—2

类别	特征	代表属	时代
1. Archaeopterides 古羊齿类	小羽片基部收缩，扇状脉	*Cardiopteridium* 准心羊齿 *Triphyllopteris* 三裂羊齿	D_3—P，以C_1最盛 可能为种子蕨
2. Sphenopterides 楔羊齿类	小羽片一般小，边缘分裂，基部收缩，羽状脉纤弱	*Sphenopteris* 楔羊齿 *Rhodeopteridium* 针羊齿	P_2—M_z，C—P最盛 种子蕨，真蕨
3. Pecopterides 栉羊齿类	小羽片两边平行，顶端钝圆，基部全部附着于羽轴，羽状脉。少数不裂成小羽片	*Pecopteris* 栉羊齿 *Fascipteris* 束羊齿 *Cladophlebis* 枝脉蕨	C—P，M_z。 绝大部分为真蕨，少数属种子蕨
4. Neuropterides 脉羊齿类	小羽片基部收缩成心形，以一点附着于轴，羽状脉，单网脉，中脉不达顶端即消散	*Neuropteris* 脉羊齿 *Linopteris* 网羊齿	C_1—P_2，C_2最盛。 种子蕨纲髓木科
5. Alethopterides 座延羊齿类	小羽片形状似栉羊齿，但基部多少下延，有邻脉，羽状脉或单网脉	*Alethopteris* 座延羊齿 附：*Protoblechnum* 原始乌毛蕨	C_2—P_1 种子蕨纲髓木科
6. Odontopterides 齿羊齿类	小羽片基部下延，全缘或具裂齿，扇状脉。叶轴二歧分叉	*Odontopteris* 齿羊齿	C_2—P_1，可能为种子蕨
7. Mariopterides 畸羊齿类	叶轴常二歧分叉，羽片基部下行的小羽片成两瓣状。小羽片形态变化大，栉羊齿型，楔羊齿型等	*Mariopteris* 畸羊齿 附：*Emplectopteris* 织羊齿	C_2—P，C_2最盛。 种子蕨纲
8. Callipterides 美羊齿类	小羽片栉羊齿型，楔羊齿型或座延羊齿型，具间小羽片。羽状脉或单网脉	*Callipteris* 美羊齿 *Callipteridium* 准美羊齿 *Emplectopteridium* 准织羊齿	C_2—P，P_1最盛。种子蕨纲
9. Gigantopterides 大羽羊齿类	叶或小羽片大，第三次或四次脉结成单网或重网，少数羽状脉	*Gigantonoclea* 单网羊齿 *Gigantopteris* 大羽羊齿 *Cathaysiopteris* 华夏羊齿	P_3—T_1，P最盛， 可能为真蕨纲
10. Taeniopterides 带羊齿类	单叶，少数一次羽状，带形，中脉粗，侧脉与中脉夹角大	*Taeniopteris* 带羊齿	P—K，种子蕨纲， 真蕨纲或苏铁纲
11. Glossopterides 舌羊齿类	单叶，具中脉或无，侧脉结成简单网	*Glossopteris* 舌羊齿 *Gangamopteris* 恒河羊齿	C_3—T_1，P最盛， 种子蕨或其他

3．化石代表：

Cardiopteridium Nathorst, 1914（铲羊齿）亦称准心羊齿。多次羽状。羽片、小羽片着生角度大，小羽片铲形、心形、倒卵形等，基部收缩成柄状、扇状脉（图19—115）。早石炭世。

Sphenopteris (Brongniart) Sternberg, 1822（楔羊齿）多次羽状。小羽片基部收缩为楔形、柄状或下延，边缘分裂为尖或钝的裂片。羽状脉，中脉纤弱，少数中脉不明显。

为古生代常用的形态属，中生代不能归入自然属的具有此种叶型者也应用此名（图19—116）。石炭纪至中生代。国外中石炭世盛，我国石炭、二叠纪常见。

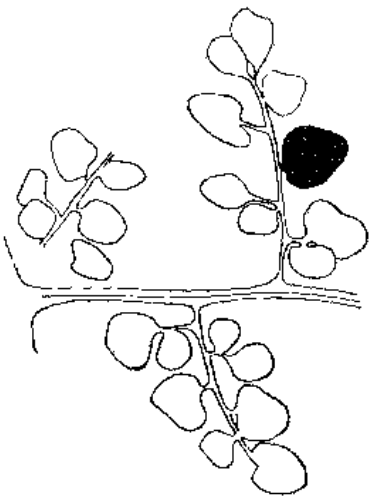


图 19—115 *Cardiopteridium spetsbergense* Nath.
×3/4，（多形铲羊齿）C_1

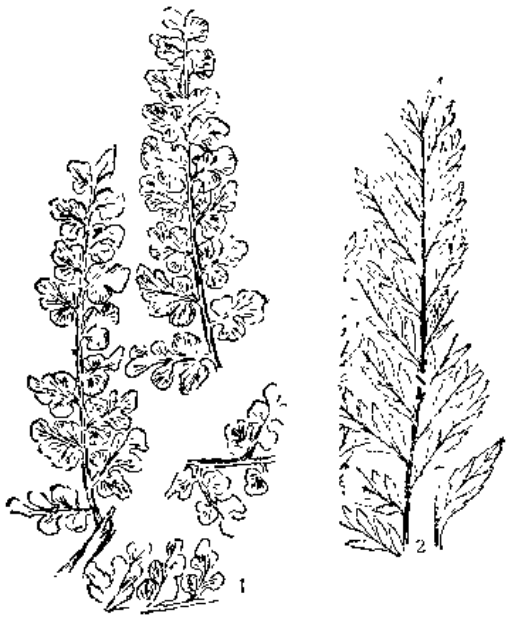


图 19—116 *Sphenopteris*
1—*S. obtusiloba* Brongn. C_2; 2—*S. tenuis* Schenk C_3—P

Rhodeopteridium Zimmermann 1959（针羊齿）多次羽状，小羽片细小，全裂至深裂为针状、须状或线状的裂片，每裂片内有一条叶脉。为形态属。有部分属于种子蕨纲（图19—117）。

早至中石炭世，以早石炭世晚期至中石炭世早期最盛。

Fascipteris Gu et Zhi, 1974（束羊齿） 羽状复叶，小羽片大，线形，基部常收缩，全缘或波状。中脉粗；侧脉二歧合轴式或近单轴式分叉数次而形成脉束（图19—118）。晚二叠世。

图 19—117 *Rhodeopteridium*
1—*Rh. hsianghsiangensis* (Sze), C_3;
2—*Rh. chinghaiensis* (Sze) C_2

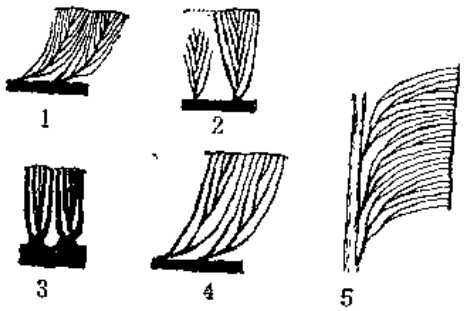


图 19—118 *Fascipteris*束羊齿
1—*F. hallei* (Kaw.) Gu et Zhi, P; 2—*F. recta* Gu et Zhi, P_2; 3—*F. sinensis* (stockm. et Math.) Gu et Zhi. P_2. 4—*F. stena* Gu et Zhi. *F. dentata* Gu et Zhi, P_2. 全图×2

Neuropteris Brongniart, 1822（脉羊齿） 奇数或偶数羽状复叶。小羽片舌形、镰刀形等，基部收缩成心形，以一点附着于羽轴，全缘，顶端尖或钝圆。羽状脉，中脉明显，伸至小羽片全长之1/2或2/3处就消散，侧脉以狭角分出，多次分叉向外弯。属种子蕨纲（图19—119）。 早石炭世晚期至早二叠世，以中、晚石炭世最盛。

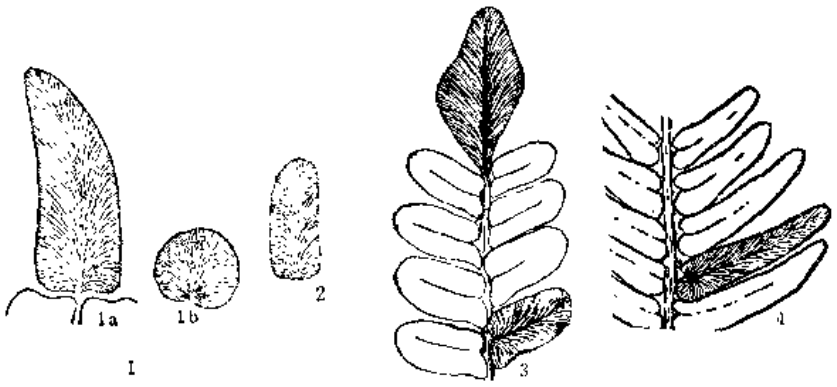


图 19—119 *Neuropteris*脉羊齿的各种

1—*N. gigantea* Sternb., a.小羽片，b.间小羽片，C_1^2—C_2^2；2—*N. kaipingiana* Sze, C_2；3—*N. ovata* Hoffm., C_3—P_1^1，国外C_2^2；4—*N. otozamioides* Sze et Lee, C_3

Alethopteris Sternberg, 1826（座延羊齿） 多次羽状复叶。小羽片全缘，基部全部附着子羽轴，基部下边常下延成耳状，具邻脉。羽状脉，中脉明显，一般达顶端（图19—120）。 中石炭世至早二叠世，我国晚石炭世至早二叠世常见。

Protoblechnum Lesquereux, 1880 emend. Sze 1955（原始乌毛蕨）蕨叶大，一次羽状，主轴及羽片顶端常二歧分叉或不分叉。小羽片长大，卵形、披针形或带形，基部顺羽轴下延或突然收缩或耳状。中脉粗壮，达小羽片顶端，侧脉以狭角伸出分叉数次向外弯，具邻脉。本属为种子蕨（图19—121）。晚石炭世至中，晚三叠世，以二叠纪最盛。

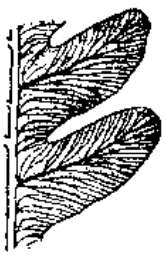


图 19—120 *Alethopteris norinii* Halle

P_1

图 19—121 *Protoblechnum wongii* Halle

×9/10, P

Callipteris Brongniart, 1849（美羊齿） 2-3次羽状复叶。小羽片形态有座延羊齿型，栉羊齿型或楔羊齿型。羽状脉。本属最主要特征为具有二个以上与正常小羽片同形的间小羽片（图19—122）。 二叠纪，欧美和华夏植物地理区常见于早二叠世，安加拉区延至晚二叠世。

Emplectopteris Halle, 1927（织羊齿）主叶柄二歧式分枝，然后呈两次羽状分裂。小羽片基部不收缩，卵圆形至三角形，全缘或浅裂。末次羽片基部下行第一小羽片变形并下延似间小羽片。中脉直或微弯，侧脉二歧分叉结成简单网脉。小羽片上布满小点痕，种子着生于羽轴（图19—123）。 华夏植物地理区早二叠世。

图 19—122 *Callipteris conferta* 密美羊齿
P_1, ×2/5

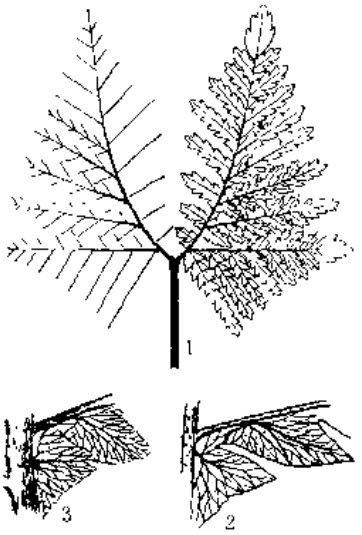


图 19—123 *Emplectopteris* 织羊齿
1,3—*E. sinensis* Wang, P_1; 3, ×2。2—*E. triangularis* Halle, P_1, ×2

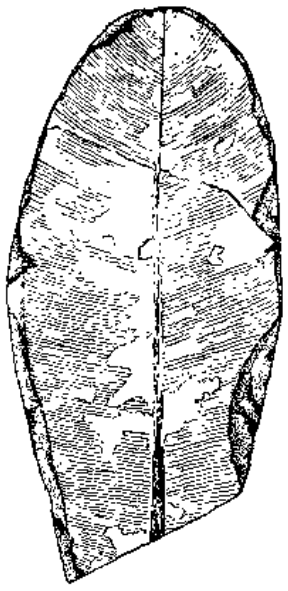


图 19—124 *Taeniopteris norinii* Halle
P_2

Taeniopteris Brongniart, 1828（带羊齿）本属为形态属，古生代归入本属的大部分属于真蕨纲或种子蕨纲。单叶或单羽状，叶或羽片带形至披针形，全缘或具齿，基部收缩，具柄或否。中脉粗，侧脉常以宽角伸出，分叉或不分叉（图19—124）。 晚石炭世至白垩纪，二叠纪起繁盛。

Lepidopteris Schimper, 1869（鳞羊齿） 蕨叶2—3次羽状分裂，主轴粗。小羽片栉羊齿型，长三角形或长椭圆形，角质层厚。羽状脉，常不清楚。有和小羽片同形的间小羽片1—3枚。本属最主要的特征为各级羽轴表面都具有泡肿状鳞片突起，种子卵形，多个绕中轴悬于盾状的圆盘四周（图19—125）。 晚三叠世，晚三叠世晚期最常见。

Thinnfeldia Ettingshausen, 1852（丁菲羊齿）蕨叶多数一次，少数二次羽状分裂。中轴不分叉。小羽片形态和脉序多数为座延羊齿型，具邻脉。叶膜厚，革质状。表皮细胞结构证明应为种子蕨纲（图19—126）。 北半球晚三叠世至早侏罗世。

Ptilozamites Nathorst, 1878（叉羽叶） 蕨叶的主叶柄假二歧分叉，多个羽片形成掌状分布，通常所见多为散落的羽片，羽轴在中部常二歧分叉，轴表面具有瘤状突起或无。裂片排列紧密，三角形、线形或镰刀形，基部不收缩。叶脉平行，有时略呈放射状。

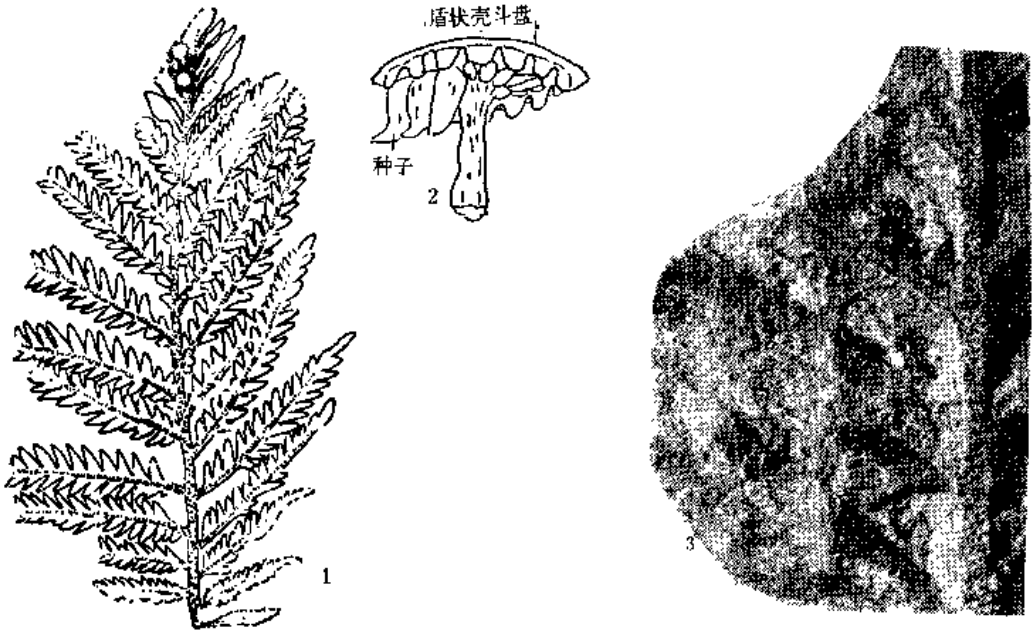


图 19—125 *Lepidopteris ottonis* (Goeppert) Schimper
1—营养叶，2—着生种子的盾状壳斗盘，3—营养叶，示羽状脉，×2，鄂西九里岗组 T_3^1

叶膜厚而坚实（图19—127）。 北半球各地晚三叠世，至早侏罗世。

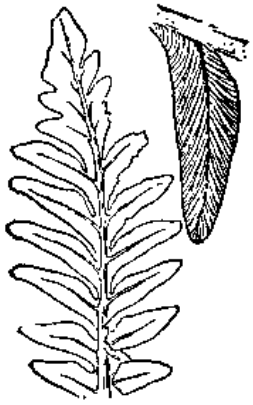


图 19—126 *Thinnfeldia rhomboidalis* Ettingshausen
T_3—J_1^1

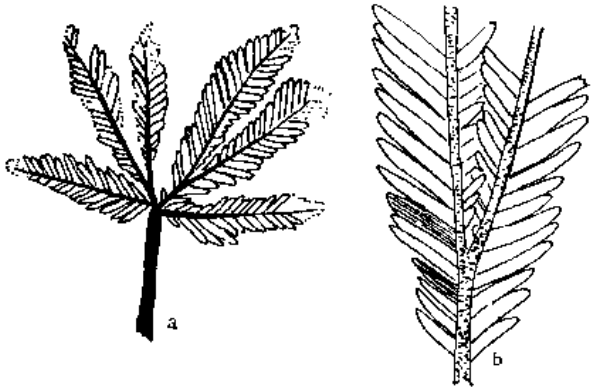


图19—127 *Ptilozamites chinensis* Hsü,
a—多个羽片掌状着生；b—示羽片二分叉
羽轴表面具细瘤 T_3^1

4．起源和演化 凡种子植物都是异孢植物，所以原始裸子植物的祖先应当是那些具有异孢类型的孢子植物。种子蕨纲外形，茎的结构和雄性生殖器官和真蕨纲最相似，在晚泥盆世有一种 *Archaeopteris*（古羊齿）（图19—128），其生殖叶上的孢子囊内含有大小不同的孢子，最早曾归入原始真蕨亚纲，后来发现它们着生于有次生木质部的茎干化石 *Callixylon*（美木）上，而真蕨植物是没有次生木质部的，故有人提出把这类植物归为一个原裸子植物纲（Progymnospermopsida），由于这种过渡类型的出现，可以说种子蕨纲很可能起源于原始真蕨中的某些种类，并逐渐发展而具有种子植物的特性。它们几乎和真蕨纲平行发展，始于泥盆纪晚期，大盛于石炭、二叠纪，但到中生代中期，真蕨纲发展了新类型，而种子蕨纲就又被比它更有进步意义的苏铁纲所代替，后者大型单羽状复叶和具次生

图 19—128 *Archaeopteris hybernica* (Forbes)

结构的茎与种子蕨最相近，可能由它演化发展而来。

（三）苏铁纲 Cycadopsida

1．特征　苏铁纲多数是矮短的木本，常绿。茎干球状、块状或也有圆柱状，茎表面具粗糙的叶基痕迹或光滑，通常不分枝，少数原始型二歧式或单轴分枝。茎顶端丛生坚硬革质的大型羽状复叶，绝大多数为单羽状，幼叶拳卷状似真蕨，羽状分裂的裂片着生子羽轴两侧或羽轴腹面，大多数具平行脉、放射脉，个别单脉或网脉。生殖器官集成球花（孢子叶球）位于茎顶端，构造较复杂，两性或大多数是单性。茎解剖显示皮层和髓部发育而次生木质部很薄，和种子蕨相似；叶表皮角质层厚，气孔下陷。

本纲自中石炭世开始出现，三叠纪开始大量发育，在中、晚侏罗世极为繁盛直至早白垩世，现代衰退，仅存9属，如 *Cycas*（铁树）等，分布于热带、亚热带区。在地史时期常和热带型真蕨植物观音座莲目各科、双扇蕨科等组成热带、亚热带植物群。

2．分类　按照生殖器官和叶的解剖特征分为三目：

目	生殖器官	叶表皮细胞结构	时代
本内苏铁目Bennettiales或称拟苏铁目Cycadeoidales	雌雄同株即“花”（孢子叶球）是两性的，由外向内为不育性苞片，小孢子叶（雄蕊）排列成环，中央为具柄的锥形种子和种间鳞片（雌蕊）。（图19—131，2.3）	表皮细胞壁弯曲，气孔器连唇式	T_3—K_1
尼尔桑目Nilssoniales	雌雄异株，孢子叶球单性，大孢子叶盾形，种子悬生（图19—130，3）	表皮细胞壁直，气孔器单唇式	C—K_2 M_2盛
苏铁目Cycadales	雌雄异株，孢子叶球单性，大孢子叶上胚珠生于叶边缘（图19—132，5）	同上	C—Rec. M_2盛

注：1.连唇式气孔器—由气孔器母细胞分裂二次形成中央两个保卫细胞，和二侧二个副卫细胞。
2.单唇式气孔器—气孔器母细胞分裂一次形成两个保卫细胞，周围的副卫细胞直接由表皮细胞所形成。

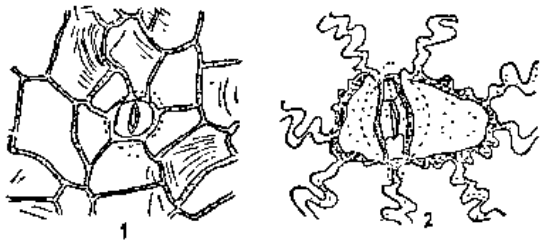


图 19—129　苏铁纲表皮细胞结构

1—苏铁目；表皮细胞直单唇型气孔器；2—本内苏铁目，表皮细胞弯曲，连唇型气孔器

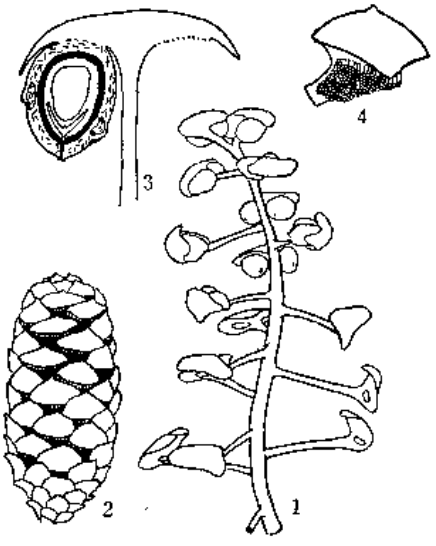


图 19—130　尼尔桑目

1—伸长的大孢子叶球*Beania gracilis* Carr.，2—雄性的小孢子叶球*Androstrobus manis* Harris；3——个大孢子叶纵切面示种子；4——个小孢子叶，下表面有小孢子囊

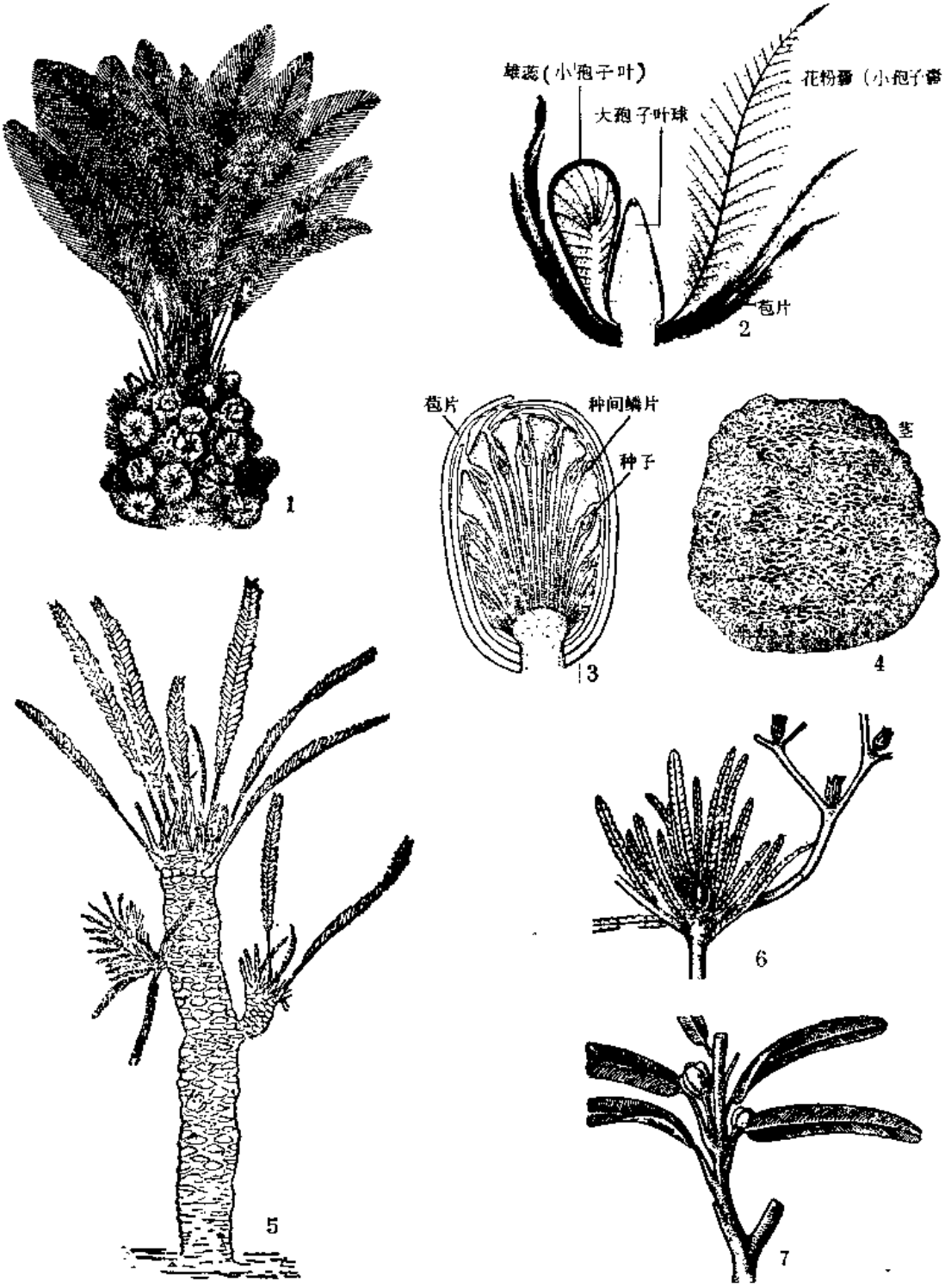


图 19—131　本内苏铁目各属

1—*Cycadeoidea*（*Bennettites*）（拟苏铁或本内苏铁）的植物体复原图；2—*Cycadeoidea* 的孢子叶球纵切面；3—*Cycadeoidea*的大孢子叶球纵切面；4—粗短块状的茎；5—*Williamsonia*（威廉姆逊尼亚）的植物体复原图，叶为 Pityophyllum 型；6—*Wielandiella*（小魏兰德）植物体复原图，叶为 Anomozamites 型；7—*Williamsoniella*（小威廉姆逊尼亚）植物体复原图，叶为Taeniopteris型

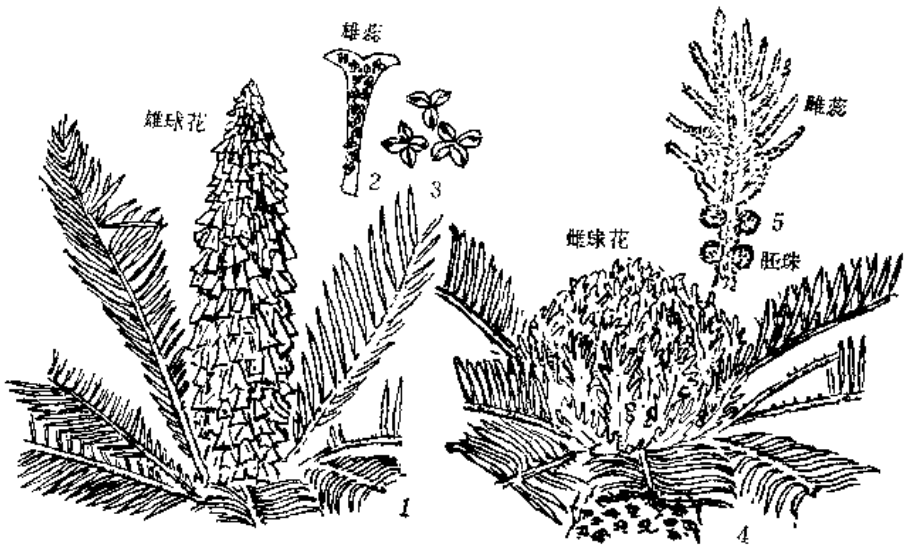


图 19—132 苏铁目代表 *Cycas revoluta* Thunb.（苏铁）

1—雄株，顶端着生一个棒状雄球花（小孢子叶球）；2—雄蕊（小孢子叶）的背面，其上着生很多花粉囊（小孢子囊）；3—几群小孢子囊；4—雌株，顶端着生雌球花（大孢子叶球），由很多个大孢子叶（心皮）组成；5—一枚大孢子叶（雌蕊或心皮），上部羽状半裂，下部两侧生有胚珠（成熟后即为种子）

苏铁纲各目在地层中经常见到的大多是叶的印象化石，单凭叶的外部形态，不易区别各目，常常根据叶形态先建立形态属名，再根据表皮细胞结构归入自然分类。

检 索 表（最常见的属）

1. 羽叶全缘
   2. 叶膜着生于羽轴两侧
      3. 叶脉网状，叶大……*Anthrophyopsis*（大网羽叶）苏铁目
      3. 叶脉平行，与中脉夹角大……*Taeniopteris*（带羊齿）分类不明
   2. 叶膜着生于羽轴腹面……*Nilssonia*（尼尔桑）尼尔桑目
1. 单羽状分裂
   4. 裂片着生于羽轴腹面
      5. 裂片基部不收缩，全部覆盖着羽轴……*Nilssonia*（尼尔桑）尼尔桑目
      5. 裂片基部收缩
         6. 裂片和羽轴不在一平面，呈半抱茎状，裂片基部加厚……*Zamiophyllum*（查米羽叶）本内苏铁目
         6. 裂片和羽轴在同一平面，放射脉为主
            7. 基部不对称地收缩成耳状……*Otozamites*（耳羽叶）本内苏铁目
            7. 基部近对称地收缩成心形，边缘具前指齿……*Neozamites*（新似查米亚）本内苏铁目
            7. 基部收缩成楔形……*Sphenozamites*（楔羽叶）苏铁目
            7. 基部上端收缩，下端下延……*Ptilophyllum*（毛羽叶）本内苏铁目
   4. 裂片着生于羽轴两侧
      8. 叶膜分裂较规则，裂片细长，基部一般不收缩
         9. 叶脉平行……*Pterophyllum*（侧羽叶）本内苏铁目
         9. 叶脉稀疏网状，边缘不具齿……*Ctenis*（篦羽叶）苏铁目
      8. 叶膜不规则，裂片长宽相近或宽大于长，基部不收缩……*Anomozamites*（异羽叶）本内苏铁目
      8. 裂片基部上边收缩，下边下延，放射脉……*Drepanozamites*（镰羽叶）苏铁目

3．化石代表

Pterophyllum Brongniart, 1824（侧羽叶）属于本内苏铁目。叶单羽状，裂片基部全部附着于羽轴的两侧，线形、扁针形或舌形，两侧边平行。平行脉，分叉1—3次（图19—133）。 晚石炭世至早白垩世，晚三叠世至侏罗纪最盛。

Anomozamites Schimper, 1870（异羽叶）属于本内苏铁目。叶膜分裂不规则，一般成短而宽的裂片，裂片以整个基部附着于羽轴两侧，基部或微扩大。平行脉简单或分叉。羽轴一般较细（图19—134）。北半球晚三叠世至早白垩世。

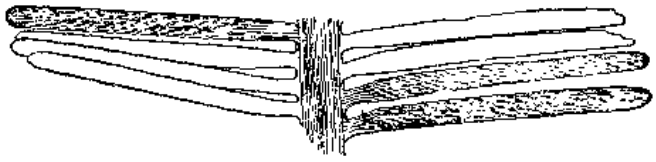


图 19—133 *Pterophyllum jaegeri* Brongniart. T_3

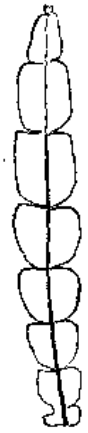


图 19—134 Anomozamites

Otozamites Braun, 1843（耳羽叶）本内苏铁目。单羽状、裂片圆形、宽卵形或披针形，基部收缩成耳状，上耳凸出更甚，以基部的一小部分着在于羽轴腹面，裂片互生，上下裂片相挤或叠复。放射脉。细长的裂片中，脉近平行（图19—135）。 晚三叠世至早白垩世。

Ptilophyllum Morris, 1840（毛羽叶）本内苏铁目。单羽状，裂片线形，似侧羽叶，但基部全部着生于羽轴腹面，斜伸。裂片基部上边收缩成圆形，下边略向下延。上面的裂片常为下面裂片叠复部分。脉平行或放射状（图19—136）。 晚三叠世至白垩纪。

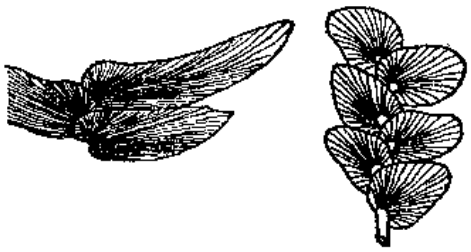


图 19—135 *Otozamites*

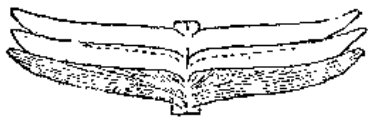


图 19—136 *Ptilophyllum*

Nilssonia Brongniart, 1825（尼尔桑）属尼尔桑目。羽叶披针形或线形，全缘或裂成裂片，羽叶基部的叶膜很少分裂。叶膜或裂片着生于羽轴腹面，几全部覆盖羽轴。平行脉简单，或很少地分叉（图19—137）。 二叠纪至第三纪，主要繁盛于晚三叠世至早白垩世。

Anthrophyopsis Nathorst, 1878（大网羽叶）苏铁纲。叶巨大，卵形至长卵形，全缘。中脉明显，直达叶顶端，侧脉较粗，分叉，互相联结成或长（近中脉处和叶中部）或短（近边缘和叶顶部）的多角形单网脉（图19—138）。中国、瑞典等地晚三叠世晚期。

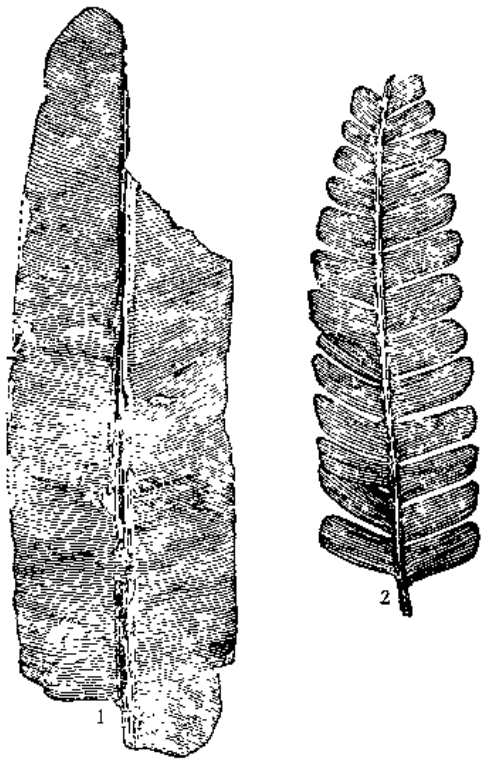


图 19—137 *Nilssonia*
1—*N. orientalis* Heer T_2—K_1; 2—*N. compta* (phillips), T_3—J_1

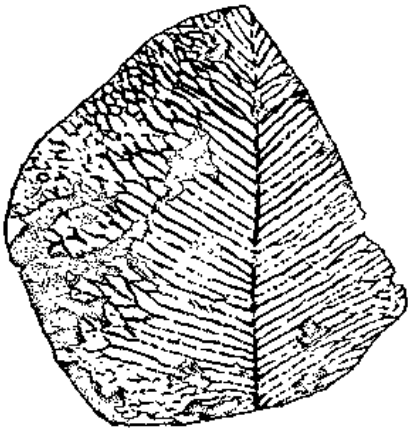


图 19—138 *Anthrophyopsis crassinervis* Nath.
T_3

（四）科达纲 Cordaitopsida

1．特征　科达纲亦为较原始的裸子植物，但它是种子植物中另一种形态演进路线，为细而高的乔木状，高可达 20—30 米，但树干直径不超过 1 米，近茎干上部有众多的分枝，组成较大树冠，单叶螺旋状着生于枝，这种树的体态说明它生活于郁闭多荫的森林中（图19—139,1）。

叶带形至舌形，大小不一，长者可达 1 米，短的仅几厘米。叶脉在基部以很小角度分叉，伸入叶片内全为平行脉。有的在两条叶脉之间夹有细而密的纵纹，称脉间纹，由叶上下表皮内沿叶脉方向发育的厚壁组织所形成（图19—139,5）。

茎干具管状中柱。皮部厚，髓部发达，与苏铁纲相近，髓部薄壁细胞分裂不连续（图19—139,2），保存为髓模化石表面具横列粗纹（图19—139,3），与苏铁纲不同的是科达纲的次生木质部亦较发育，又近于松柏纲。

生殖器官成单性的孢子叶球（雌、雄花）称作 *Cordaianthus*（科达穗），种子扁平，周围有一圈边缘称 *Samaropsis*（翅籽）或 *Cardiocarpus*（心籽）（图19—139,6）。

本纲晚泥盆世已出现，晚石炭世至早二叠世最繁盛，遍及全球各植物地理区，在热带区与鳞木，封印木等同为重要的造煤植物，三叠纪有残存，三叠纪后灭绝。

科达纲的形态解剖特征介于苏铁纲和松柏纲之间，有古松柏之称，它与种子蕨可能属于同一祖先，由异孢型蕨类植物演化而来。

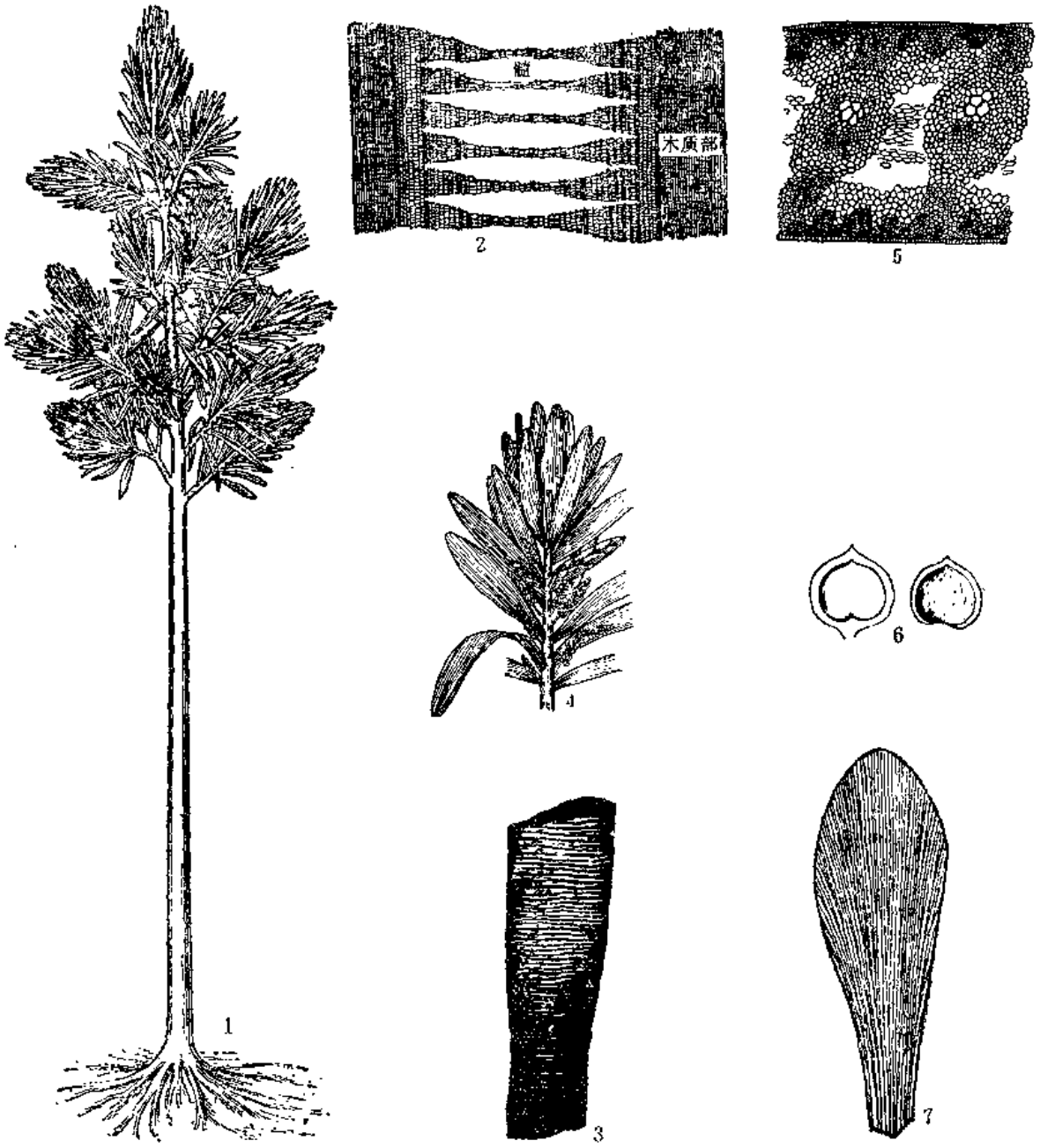


图 19—139 科达纲综合图

1—*Cordaites*（科达）的植物体复原图；2—*Cordaites*茎的纵切面，示髓及木质部；3—*Artisia*（模髓），科达茎的髓部化石；4—科达的带叶小枝，着生孢子叶球；5—*Cordaites* 叶的纵切面，示表皮细胞下的加厚组织形成脉间纹；6—*Cardiocarpus*（心籽）；7—*Noeggerathiopsis*（匙叶）

2．化石代表

Cordaites Unger, 1850（科达） 细高乔木，叶大，密集螺旋着生于顶端小枝。叶形至带形，全缘，无柄，平行脉，具脉间纹或否（图 19—139，4）。石炭纪至二叠纪，欧美及华夏热带植物地理区。

Noeggerathiopsis Feistmantel, 1878（匙叶） 植物体可能为小乔木。叶螺旋状着生，带形、匙形或线形，全缘，无柄。叶脉自叶基部斜伸，二歧分叉后近平行伸出，常部

分斜交叶缘，多数平行达顶端，无脉间纹（图19—139,7）。中石炭世至三叠纪，晚石炭世至二叠纪最盛。分布于冈瓦纳和安加拉温带植物地理区。我国发现于东北北部至新疆北部一带属于安加拉区的上二叠统。

（五）银杏纲Ginkgopsida

1．特征　现代银杏 *Ginkgo biloba* 为高达30 余米的乔木，直径最大可达 2 米以上，单轴式分枝，有长、短枝之分，长枝上稀螺旋状着生单叶，短枝上叶呈密螺旋状排列，形成簇状（图19—140）。管状中柱，次生木质部发达而皮部与髓不太发育，与松柏纲相近。单叶，具长柄，扇形、肾形成宽楔形，叶顶端中央有一浅裂缺（中凹），当年生出的幼嫩长枝或植物体下部的叶常1—2次二歧式分裂，反映了其祖先类型叶的形态即进化异叶性（图19—141）。自叶的基部伸出两条脉（双叶迹）多次二歧式分叉形成扇状脉。地史时期的具柄叶多数呈二歧式分裂，有的无柄为线形或舌形，单叶、簇生于短枝，平行脉。

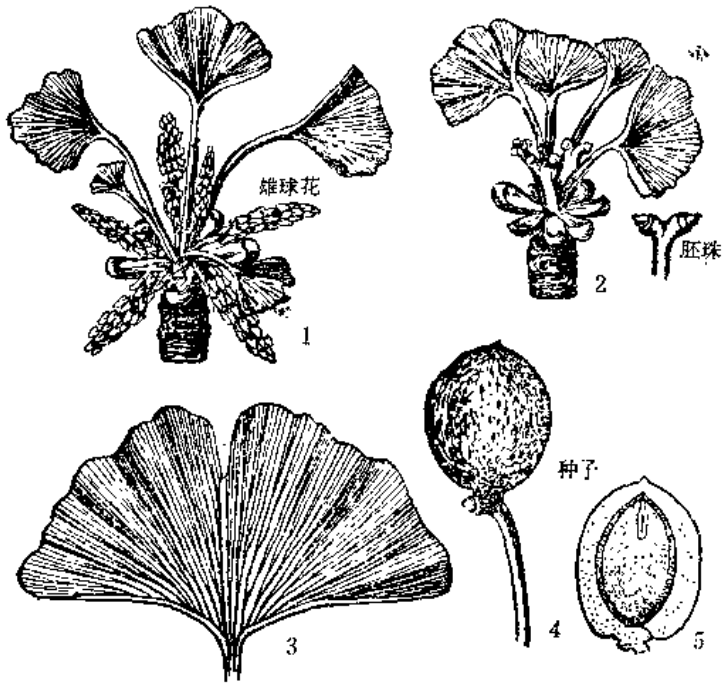


图19—　140　*Ginkgo biloba*

1—具雄性繁殖器官的短枝；2—具雌性繁殖器官的短枝；3—银杏的叶；4—银杏的种子；5—种子的纵切面

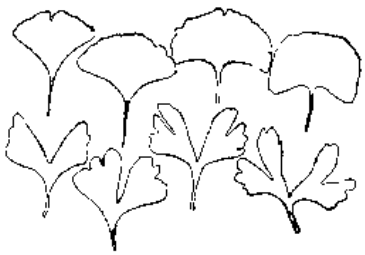


图 19—141　*Ginkgo biloba*的异叶性

上列叶位于植物体上部及较大的枝上，下列叶位植物体下部及当年生枝上

雌雄异株，生殖器官成单性的球花（孢子叶球），雌花着生于枝顶端有一对胚珠，通常仅一个发育成种子，古老类型雌花上胚珠数目多，成熟的种子，去掉外种皮后外形似杏，具白色中种皮故名银杏。

本纲可能是由种子蕨纲分化出的分枝系统发达的科达纲演化发展而来。始现于晚古生代，较可靠的是自二叠纪起，至中生代，尤其是侏罗纪和早白垩世达到极盛阶段，分布区广，几乎遍布全球，早白垩世晚期突然衰退，第三纪晚期地理分布也缩小，至现代仅存一属一种即 *Ginkgo biloba*（银杏），分布于我国及日本，为孑遗的活化石（图19—140）。

本纲经常发现的化石主要是叶子，依据叶子的形状，分裂程度，叶柄的有无及叶脉等特征来鉴别，此外还常要配合研究叶表皮细胞结构。古生代有些叶化石，形态和银杏纲相近，暂归入本纲，如 *Rhipidopsis*（扇叶），*Psygmophyllum*（掌叶）及 *Saportaea*（铲叶）等。

检 索 表（据形态特征）

1．叶具长柄，扇形至半圆形，少数匙形，铲形

2．叶二歧式分裂或不裂

3．叶铲形，叶基下缘加厚，密扇形脉……*Saportaea*（铲叶）

3．叶不裂或裂为2—8（或更多）个倒楔形裂片，裂片内具4—6条以上近平行脉……*Ginkgo*（银杏）或 *Ginkgoites*（似银杏）

3．叶匙形或狭楔形，全缘或分裂片，叶基部两侧边加厚 ……*Ginkgodium*（准银杏）

3．叶多次裂为很多线形、披针形狭裂片，最后裂片中脉不多于 2—4 条……*Baiera*（拜拉）

2．叶掌状分裂

4．裂片楔形至倒卵形，由中间向外侧依次减少，最外方叶向下弯，扇状脉 …… *Rhipidopsis*（扇叶）

4．裂片具粗而不明显的主脉，侧脉以极锐角伸出 ……*Psygmophyllum*（掌叶）

1．叶不具柄、狭楔形、舌形至线形、大多数簇生

5．叶或多或少分裂

6．叶狭楔形、深裂为2—6细长裂片，最后裂片内叶脉多于 4 条 ……*Sphenobaiera*（楔拜拉）

6．叶狭细，分裂为细线形裂片，任何处叶脉少于2—4 条……*Czekanowskia*（茨康叶）

6．叶狭细，不分裂或仅在中、上分裂一次，其他同 上……*Solenites*（似管状叶）

5．叶不分裂，顶端钝圆

7．叶线形、宽5—10毫米，平行叶脉……*phoenicopsis*（拟刺葵）

7．叶螺旋状着生，长舌形，脉在基部 2 条，向上平行 ……*Glossophyllum*（舌叶）

2．化石代表

Ginkgoites Seward, 1919, emend. Florin, 1936（似银杏） 叶形与现代银杏相近。具长柄、扇形、肾形或楔形。扇状脉。叶常二歧式分裂2—8个或更多个的最后裂片，每个裂片内有平行脉4—6条以上或更多。叶表皮细胞结构与现代银杏有差别（图19—142）。中三叠世晚期至晚第三纪，以侏罗纪至早白垩世最盛。

Baiera F. Braun, 1843, emend Florin, 1936（拜拉） 叶扇形至半圆形，具长柄。叶片深深地二歧分裂为许多狭线形的最后裂片。每个裂片内叶脉一般为2—4条（图19—143）。？晚二叠世，中三叠世至早白垩世，广泛分布于北半球。

Czekanowskia Heer, 1876（茨康叶） 叶细长，无柄，簇生于短枝上，基部被有鳞

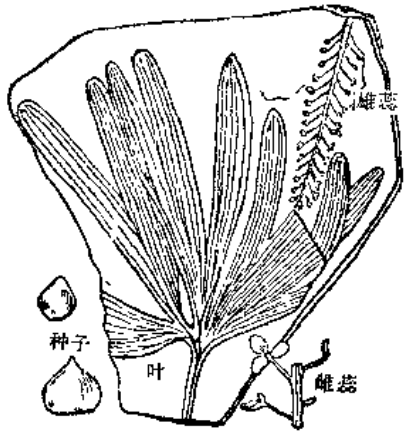


图 19—142 *Ginkgoites sibiricus* Heer, J—K_1

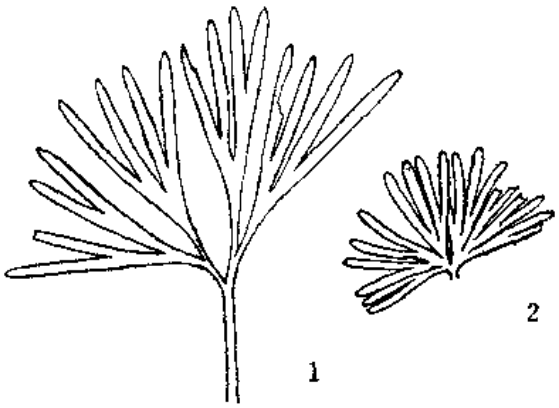


图 19—143 *Baiera*

1—*B. concinna* (Heer) Kawasaki, J—K_1; 2—*B. minima* Yabe et Ôishi, K_1

片状小叶。叶革质状，每叶如锐角二歧分裂1—5次（一般 2—3 次），形成很狭窄如线状的细裂片，顶端尖。每个最后裂片中有一条叶脉，一般不清楚（图19—144）。晚三叠世至早白垩世，盛于侏罗纪。

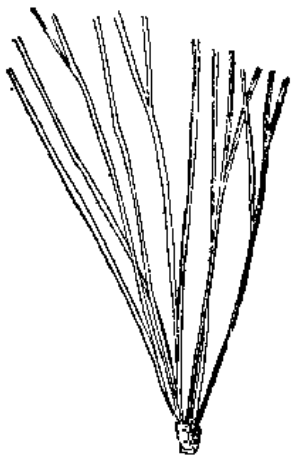


图 19—144 *Czekanowskia rigida* Heer J—K₁

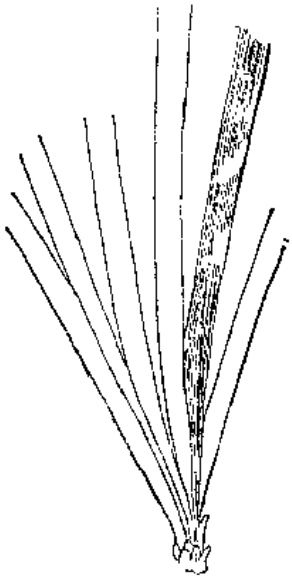


图 19—145 *Phoenicopsis speciosa* Heer

Phoenicopsis Heer, 1877（拟刺葵） 叶线形，无柄，不分裂，常 6—20 枚簇生于短枝，短枝上满被鳞片状小叶。线形叶宽0.2—2厘米，一般4—10毫米宽，长可达20厘米，宽度变化不大。平行脉偶有分叉（图19—145）。晚三叠世晚期至晚白垩世，极盛于早，中侏罗世。

Rhipidopsis Schmalhausen, 1879（扇叶） 叶具长柄，扇形，掌状深裂。裂片楔形，在中间的裂片较大，在两侧的依次递减，最外侧的一对或两对裂片常指向下方。叶脉扇状，细密。叶着生情况不明，暂归银杏纲（图19—146）。二叠纪至早三叠世，以晚二叠世最盛。

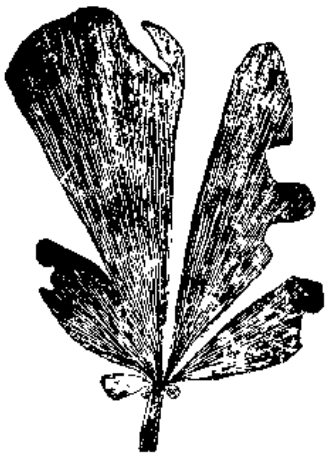


图 19—146 *Rhipidopsis ginkgoides* Schmalh. ×2/3, P₂

（六）松柏纲 Coniferae

1．特征 松柏纲除少数为灌木外，绝大多数为乔木，单轴式分枝。有的科有长、短枝之分，如雪松、金钱松。次生木质部很发达，木质部全由具缘纹孔的管胞组成，输水力较强。叶小型，弱化，同型或异型，形状简单，鳞片形、锥形、针形、条形或披针形等，各具单脉，一般称之为针叶树，极少数为长椭圆形，具弧形脉；排列方式多样化，有交互对生，交互轮生，两列状，螺旋状（又可分为密螺旋排列的覆瓦状、簇生状和稀螺旋排列的假两列状、鞘状）（图 19—147）。大多数单个叶着生，松科常几个针叶成束着生。叶解剖具旱生结构，角质层厚，气孔下陷，叶肉细胞褶皱。

生殖器官除少数外，都成单性的球花（大、小孢子叶球）。

有性世代雄性精细胞随原生质流动借花粉管进入卵细胞内，较苏铁纲和银杏纲进化。球果由绕中轴螺旋状或交互对生排列的种鳞组成，每个种鳞的近轴面（腹面）着生一至数粒种子，种鳞外有苞鳞或无。球果的形状，排列方式，种鳞的数目，形状，苞鳞与种鳞的融合或分离，种鳞腹面所含种子的数目，形状等是分类的重要依据，但是松柏纲经常发现的多数是带叶的小枝，雌、雄球花和球果较少，当彼此间关系不清楚时，归为形态属。

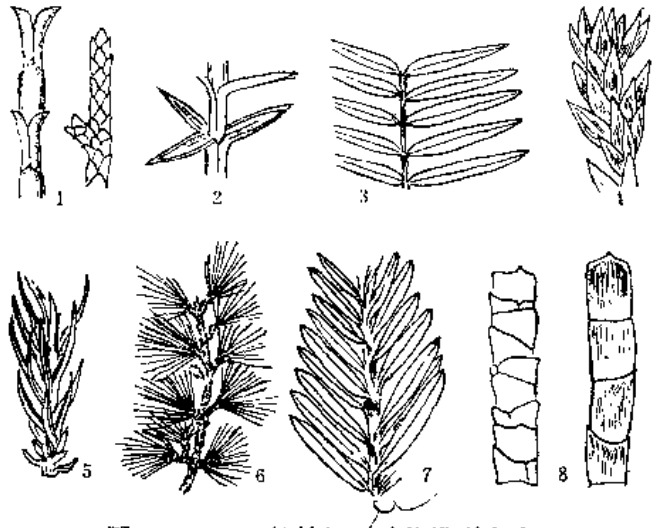


图 19—147　松柏纲叶的排列方式

1—交互对生（*Cupressus*）；2—交互轮生（*Juniperus*）；3—两列状（*Metasequoia*）；4—覆瓦螺旋排列（*Araucaria*）；5—同左（*Cryptomeria*）；6—簇生状（*Cedrus*）；7—假两列状（*Sequoia*）；8—鞘状（*Sutusovagina*, *Manica*）

2．分类　一般按迈尔休等（Melchir & werdermann, 1954）意见分为三个目及若干科（其中包括古生代的科达纲，在此分类中列为一个目），荣格（Jung, 1968）把掌鳞杉科归入伏脂杉科改为希默杉亚科，木村达明（T. Kimura, 1978）把苏铁杉目正式列入松柏纲的一个目，综合列表如下：

	苏铁杉目(Podozamitales)		$T—K_2$
松	松柏目（Coniferales）	勒巴杉科(Lebachiaceae)	$C_3—P$
		伏脂杉科(Voltziaceae)	$P—K$
		南洋杉科(Auracariaceae)	$T—Rec.$
柏		松　　科(Pinaceae)	$T_3?, J—Rec.$
		杉　　科(Taxodiaceae)	$T_3?J_3—Rec.$
		柏　　科(Cupressaceae)	$J?, K_1—Rec.$
		罗汉松科(Podocarpaceae)	$T—Rec.$
纲		粗 榧 科(Cephalotaxaceae)	$K_1—Rec.$
	紫杉目（Taxales）	紫 杉 科(Taxaceae)	$T_3—Rec.$

3．时代环境及演化　松柏纲是由科达纲演化而来。自晚石炭世就已出现，在早二叠世，北半球欧洲的干旱地区古老类型勒巴杉科就较普遍；全面繁盛则在中生代，尤以晚侏

罗世至早白垩世发展达顶峰，现代尚存的各科在当时都已出现，并形成二个分布中心—南洋杉科，罗汉松科集中南半球；松科，杉科，柏科，紫杉科等集中于北半球；第三纪时松柏纲还曾分布于两极地区，经历第四纪冰期后，数量大大减少，但直至现代，本纲仍为现存裸子植物中数量最多的一类，约有500余种，分属57属7科。现存松柏植物能适应于温带、寒带及亚热带不同纬度和不同海拔高度的平原、山区，有的形成大片的针叶林。特有属及古老孑遗属都集中于太平洋沿岸。我国是松柏植物的主要发源地之一，*Metasequoia*（水杉）、*Taiwania*（台湾杉）和*Glyptostrobus*（水松）等都是现代仅生存于我国的活化石。

4，化石代表

Walchia Sternberg, 1825（羽杉） 属于勒巴杉科的形态属。乔木，小枝羽状排列。叶锥形，基部略下延，单脉，密、覆瓦螺旋状着生。球果大，位小枝顶端（图19—148）。晚石炭世至二叠纪，早二叠世较常见。

Ullmannia Goeppert, 1825（鳞杉） 属伏脂杉科。乔木。小枝排列不规则，叶卵形、短披针形或披针形，基部宽而下延。单脉，叶表面具细纵纹，呈覆瓦螺旋状排列（图19—149）。晚二叠世，欧洲、亚洲。

图 19—148 *Walchia*

图 19—149 *Ullmannia*

1—*U. bronnii* Goepp.; 2—3—*U. frumentaria* Goepp.

Brachyphyllum Brongn., 1828（短叶杉） 枝互生，位于同一平面上。叶鳞片状，质厚，宽而短，顶端分离部分长度小于叶基座宽度，呈螺旋状排列，紧贴枝轴，包裹枝轴一半以上。叶脉不明，下表面有时有下陷气孔带组成纵沟纹。本属为形态属，可能与之有关的是南美杉科或伏脂杉科的希默杉亚科（图19—150）。晚三叠世至白垩纪，侏罗纪至早白垩世常见。

Manica Watson, 1974（袖套杉） 伏脂杉科希默杉亚科。乔木或灌木。肉质枝平展，叶极松地螺旋状排列，每一枚叶完全包裹着茎枝呈闭鞘圆筒状，叶顶端具一尖，叶下表面具规则平行细纹（图19—151）。白垩纪，我国发现于早白垩世至晚白垩世早期。

Pityophyllum Nathorst, 1899（松型叶） 单独保存或簇生于短枝上的针叶化石。线形，革质。单脉，叶膜上常具细横纹，当化石成簇保存时，无疑属于松科（图19—152）。

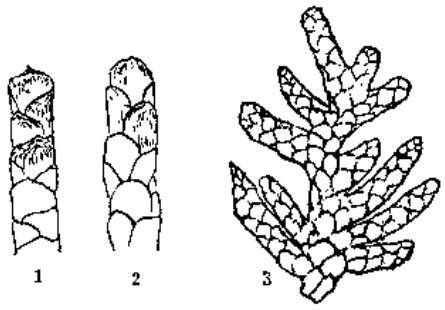


图 19—150 *Brachyphyllum*
1—左*B. ningshiaense* Chow et Tsao, K_1；右*B. obtusum* Chow et Tsao, K_1；2—*B. obesum* Heer, K_1

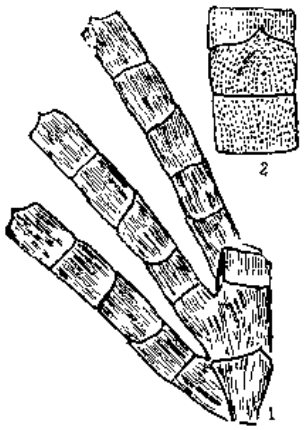


图 19—151 *Manica parceramosa* Fontaine
1—枝条；2—放大的叶，示气孔带组成的纵沟纹，×2。K_1

北半球晚三叠世至早白垩世。

Cupressinocladus Seward, 1919（柏型枝） 柏科型的枝叶化石。叶作交互对生排列，小，下延，叶和轴分离的部分长度不超过下延部分（图19—153）。欧、亚，侏罗纪至第三纪，以早白垩世最常见。

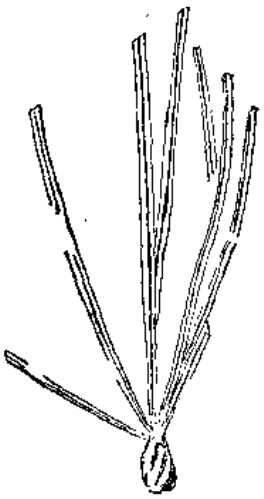


图 19—152 *Pityophyllum longifolium* (Nath.) Moeller

图 19—153 *Cupressinocladus*
1—*C. elegans* (Chow) Chow, K_1；2—*C. gracilis* (Sze) Chow, K_1

Podozamites C. F. W. Braum. cf. Miinster, 1843（苏铁杉） 枝轴细。叶稀螺旋状着生，呈假两列状。叶椭圆形、披针形或线形。叶脉细而直，平行叶边缘至顶端常聚缩。可能与此属有关的生殖器官化石为 *Cycadocarpidium* Nath（准苏铁果），披针形的苞片下有两枚种子，是晚三叠世的标准分子（图19—154,3）。北半球晚三叠世至早白垩世。

Elatocladus Halle, 1913（拟型枝） 叶螺旋状或假两列状排列的松柏类营养枝化石。叶单脉，披针状，基部下延，和现代紫杉科、杉科化石相近（图19—155）。北半球晚三叠世至早白垩世。

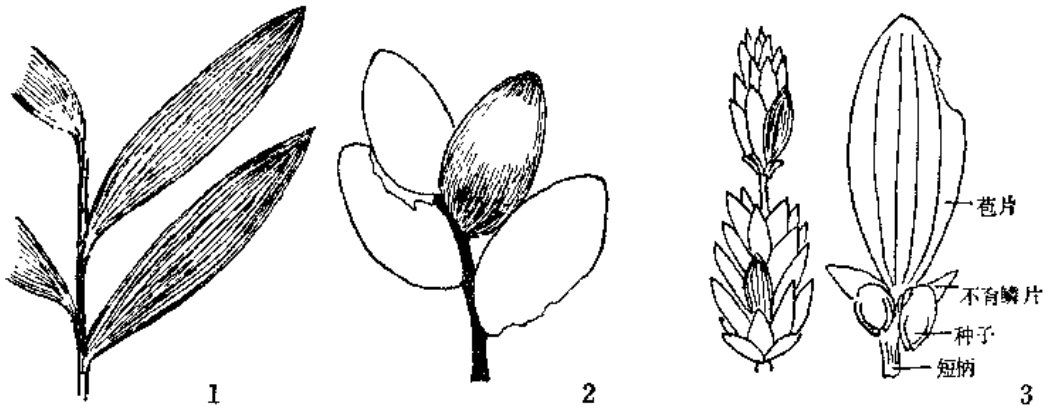


图 19—154 Podozamites

1—*P. lanceolatus* (L. et H.) Braun, T_3—K_1; 2—P. *renii* Geyler, K_1; 3—*Cycadocarpidium erdmanni* Nath., T_3

图 19—155 *Elatocladus manchuricus* (Yokoyama) Yabe

×4/5; J—K_1

（七）分类位置不明的植物开通目 Caytoniales

开通目是生存于中生代的一类特殊的植物，发现过雌、雄性生殖器官及叶部化石，叶称为*Sagenopteris* Presl, 1838(鱼网叶)，由3—6 枚小叶共生于一细柄上作掌状，每个小叶具一中脉及以狭角伸出的侧脉，侧脉二歧分叉结成的简单网脉(图19—156)。雄性生殖器官名 *Caytonanthus* (开通花)，主轴上有羽状排列的小柄，呈两次二歧分叉，叉枝上着生花粉囊。雌性生殖器官名 *Caytonia*(开通果)，呈羽状排列短柄上着生圆形果实，剖面观可见多个种子包在一个向后弯曲的壳斗中，壳斗的口部伸出一唇状物，使壳斗形成一个通道(图19—157，1—3)。生殖器官化石只发现于侏罗纪而叶化石自晚三叠世至早白垩世都有发现。

此类植物的系统分类位置至今存疑。过去有认为其雌性生殖器官的壳斗和唇可与被子植物的子房和柱头相比，认为可能是被子植物的祖先类型。也有认为它更接近于裸子植

物，因在胚珠附近发现过花粉（裸子植物的特征，花粉管短），并认为与种子蕨纲有关。目前暂列为介于裸子植物与被子植物之间的一个特殊类别。

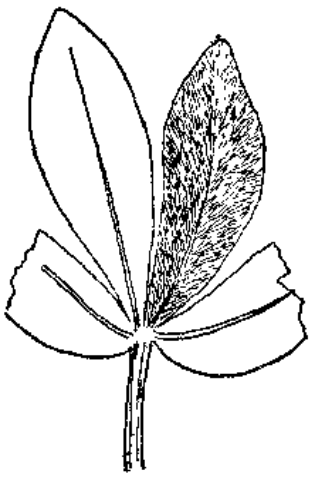


图 19—156 *Sagenopteris*

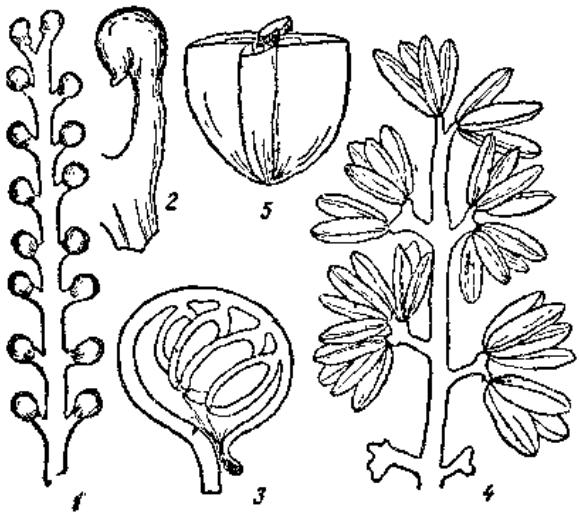


图 19—157 开通目的繁殖器官

1—雌球果Caytonia；2——个带果实的壳斗侧视；3—壳斗的切面，示内部种子，凸出的唇部；4—雄球花Caytonanthus示分叉的小柄着生的花粉囊；5—4个花粉囊的切面

十三、被子植物门(Angiospermae)

（一）特征

被子植物是植物界中结构最完善的种子植物。被子意即包被的种子，成熟的种子不裸露，有果实包围，如桃、梨等。

被子植物世代交替不明显，配子体完全退化，寄生。其有性生殖器官就是花，典型的花有花柄及杯状的花托，花托内由花萼（绿色，位最外下方），花冠（由花瓣组成），雌蕊和雄蕊四部分构成（图19—158）。雄蕊由柄状的花丝和其顶端膨大的花药组成，花药内有花粉囊（小孢子囊）；雌蕊成瓶状，分为顶端的柱头、颈状的花柱和膨大的子房三部分，由一至数个大孢子叶或称心皮合成（图19—159）。两性花或单性花，单生或组成各种花序。

当雌、雄蕊成熟后就进入有性生殖阶段，即俗称“开花”，花粉粒（雄性生殖细胞）依靠风力或昆虫带到雌蕊的柱头上，伸入花粉管，精子由花粉管进入胚珠内与卵结合，胚珠发育成种子，子房发育成包于种子外面的果实。被子植物具双受精作用，即一个精子与卵结合成胚，另一精子与胚囊细胞结合发育成胚乳，它汇合了双亲的优点，提高了生活能力。种子和果实形状，结构极为多样化。

被子植物有乔木、灌木、藤本、草本；陆生，水生或寄生；维管束结构最完善，木质部由多细胞的导管为主组成，韧皮部由多细胞的筛管为主组成，它比裸子植物维管束内单细胞的管胞或筛胞运输能力大大增强。

单叶或复叶，形态多种多样，有的具托叶。脉羽状或平行等，细脉均结成重网。

（二）分类

根据种子内胚的子叶数目分为双子叶纲（Dicotyledoneae）和单子叶纲（Monocotyl-

edoneae)，二者特征如下：

双　子　叶　纲	单　子　叶　纲
胚具两个子叶；	胚具一个子叶；
花各部分的数目为 5 或 4 的倍数；	花各部分数目为 3 的倍数；
叶脉羽状、掌状，细脉结成重网状；	叶脉平行或弧形，有联结脉；
维管束有形成层，可次生加粗；	散生中柱，无形成层，次生加粗仅在皮层中发生；
木本，藤本、草本。主根系。	绝大多数草本。须根系。

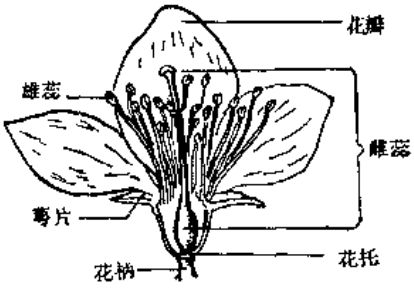


图 19—158　花的纵剖面

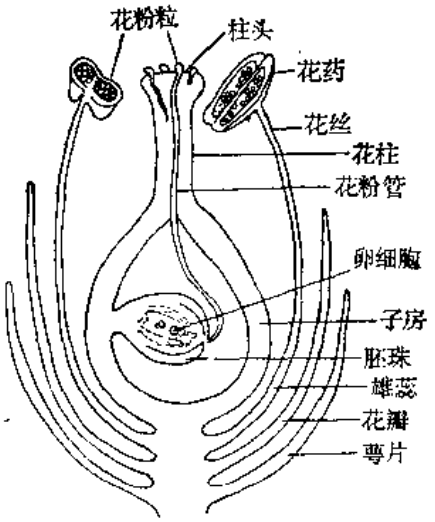


图 19—159　雌蕊、雄蕊的结构

双子叶纲根据花的构造又分为离瓣花亚纲（Polypetalae）—花瓣分离或缺失；合瓣花亚纲（Sympetalae）—花瓣通常合生。它们各再分若干目和很多科。

（三）双子叶纲（Dicotyledones）

双子叶纲的植物叶的形状多种多样，有单叶和各种类型的复叶（单羽状，2—3 次羽状，三出复叶，掌状复叶，单身复叶等）。叶的轮廓，边缘缺裂，顶端和基部的形态类型比蕨类植物和裸子植物要复杂得多，例如边缘缺裂常有不止一种类型互相套叠，形成特有的形态。

双子叶植物的叶脉结构最高级，类型多样化，是鉴别叶子的主要特征。有羽状脉，三出脉，离基三出脉（其中两侧的称侧主脉），掌状脉（除中脉外，与中脉一起伸出的称基侧脉）等，但最基本的特征是第三次脉及细脉结成复杂网脉。根据侧脉（第二次脉）在叶片中分布情况又可分为达缘脉序（侧脉直达边缘），弧曲脉序（侧脉伸至近边缘时向前弯曲），环结脉序（侧脉向前弯曲并互相连结成沿边缘的环形），网结脉序（侧脉不达边缘，多回分叉，相互连接成网）（图19—160）。侧脉或第三次脉的疏密，伸出的夹角，有无外脉（自基侧脉或侧脉向外侧分的脉）或间脉（在两侧脉间偶自中脉伸出的脉，常中途消失），网脉的形状、大小等，在不同属种中各不相同。

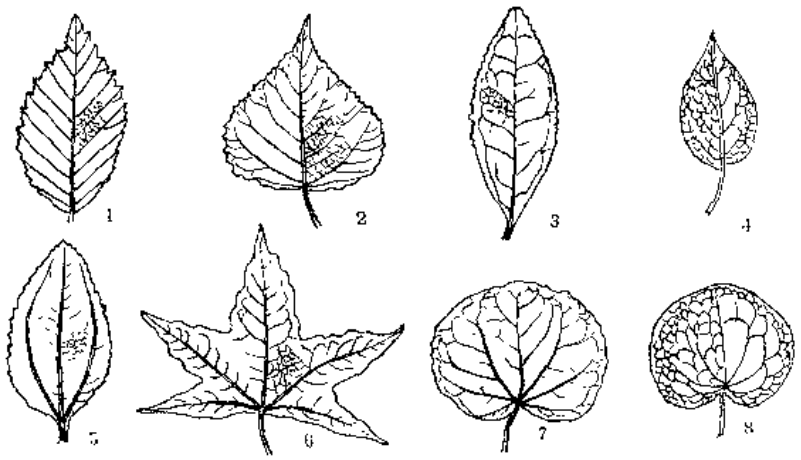


图 19—160 双子叶植物的各种脉序

1—羽状达缘脉序（Ullmus榆）；2—羽状弧曲脉序（Populus杨）；3—羽状环结脉序（Camellia茶）；4—羽状网结脉序；5—三出脉序（Zizyphus枣）；6—掌状脉序，裂片中羽状环结脉（Liguidambar枫）；7—掌状环结脉序（Cercidiphyllum 连香树）；8—掌状网结脉序

果实和种子在化石中比较少见，只有果皮或种皮骨质化或角质化的才能保存，化石中常见的有以下几类（图19—161）：

1）蓇葖果：心皮骨质化或木质化如八角的果。

2）荚果：心皮厚角质化或木质化，如豆荚。

3）蒴果：由两个以上心皮合生为囊状蒴果。

4）角果：形似荚果，但由两心皮形成。

5）翅果：果皮延长成翅状，如榆、槭的果。

6）坚果：果皮成坚硬壳状包围种子，如栎、栗等。

7）核果：内果皮坚硬，内为一室或数室，含种子。如桃、李、核桃等。

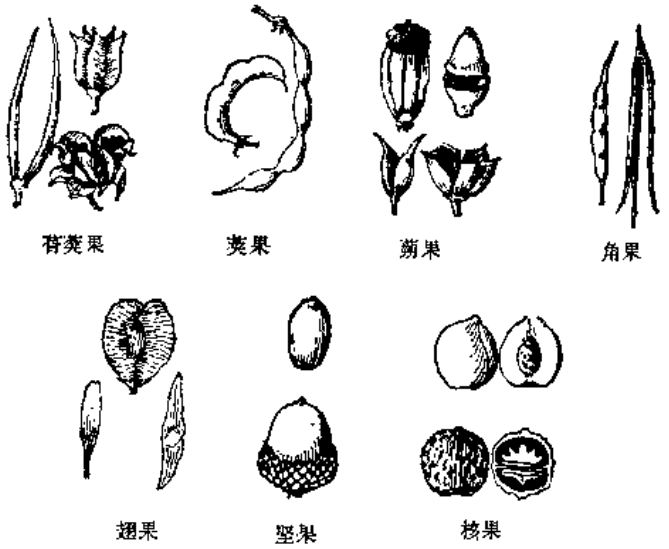


图 19—161 常见化石果实类型

化石代表：

Cinnamomum Boehmen, 1760（樟）常绿乔木。单叶，薄革质，披针形、椭圆形，

少数卵形，全缘，顶端渐尖至长尖，叶基楔形。离基三出脉，侧主脉长达叶的上半部，平行叶缘伸展；侧脉1—3对，末端环状联结（图19—162）。晚白垩世至现代，第三纪开始繁盛，广布于南北半球热带、亚热带。

Magnolia Linn, 1753（木兰） 落叶乔木，大型单叶，卵形至阔椭圆形，顶端具短尖头，基部宽楔形至钝圆。中脉粗强，羽状侧脉以宽角伸出，至近叶缘向上弯，彼此联结成脉环；细脉多角重网状（图19—163）。晚白垩世至现代，第三纪时广布于北半球，现代仅北美，东亚特有。

Salix Linn, 1753（柳）落叶乔木。单叶，披针形至线状披针形，顶端渐尖，基部宽楔形，边缘具细锯齿或全缘。中脉明显而粗强；羽状侧脉甚纤细，至叶边缘向前弯曲，彼此联结；细脉重网状（图19—164）。晚白垩世至现代，温带植物区常见分子。

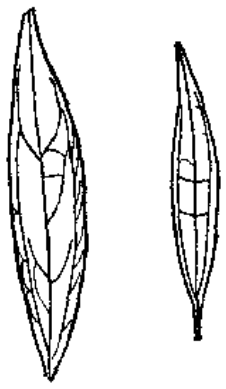


图 19—162 *Cinnamomum lanceolatum* Heer，×4/5，第三纪

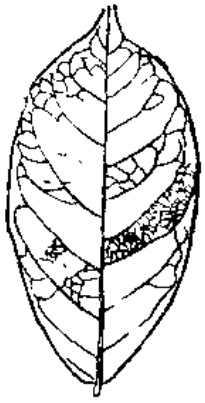


图 19—163 *Magnolia miocenica* Hu et Chaney，×1/2，山东临朐，中新世

图 19—164 *Salix varians* Goeppert，约×1/3，中新世

Acer Linn, 1753（槭）大多为落叶乔木。掌状分裂叶或为具3—5个小叶的复叶。掌状叶基部心形或截形，具长柄，裂片顶端渐尖状，全缘或具齿。掌状脉，基侧脉数目与裂片数目同，侧脉达裂片边缘。果实为具二长翅的小坚果（图19—165）。晚白垩世至现代，第三纪开始繁盛，广布于北半球，现代生长于暖温带，亚热带及热带山地。

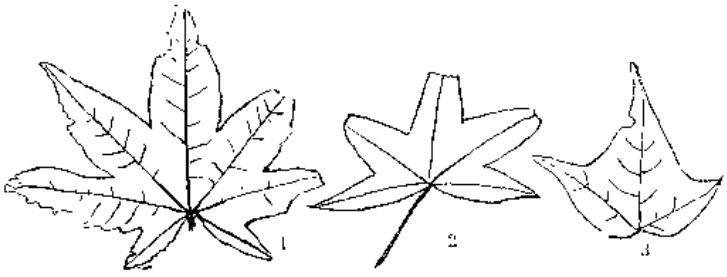


图 19—165 Acer

1—*Acer nordenskioldi* Nath.；2—*A. subpictum* Saporta；3—*A. florinii* Hu et Chaney 均产于山东临朐，中新世 ×1/3

（四）单子叶纲 Monocotyledoneae

单子叶植物的叶子形状一般比较简单，叶脉多呈平行或弧形（图19—166），但在平行

脉或弧形脉间仍有细脉彼此联结成网。单子叶植物的花序、果实和种子也可保存为化石。

Sabalites Saporta, 1865（似沙巴榈）叶扇形，具柄，有刺或无刺。主轴宽，一般延伸至叶顶端，向上渐变细狭而形成长尖，叶下部褶皱，向上展开，自主轴有很多放射状主脉伸出；侧脉与之平行，很细，平行脉间有横走小脉，一般不明显（图19—167）。晚白垩世至新第三纪，早第三纪时广布于北半球。

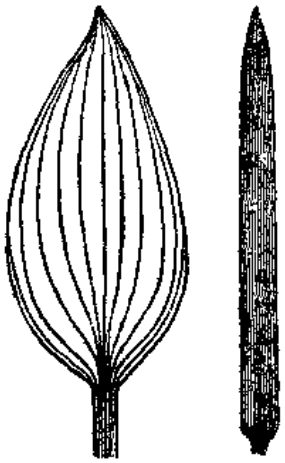


图 19—166 单子叶植物的叶脉
左—弧形脉；右—平行脉

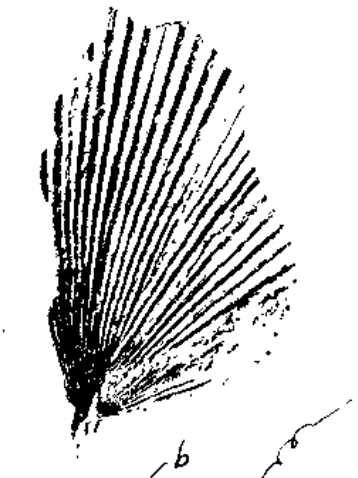


图 19—167 *Sabalites nibponicus* (Kryshtofovich) Endo
×1/5，日本北海道，始新统

（五）被子植物的出现和发展

最早的被子植物发现于早白垩世初期，至晚白垩世就迅速广泛分布，很多古老类型的科已出现。第三纪时遍布全球，由于生活周期短、结构趋向高级简化的草本被子植物的出现，使得被子植物迅速取代了裸子植物而占绝对优势。经过第四纪冰期后，被子植物更显出其优越性，广泛适应于大陆上各种各样的环境，有的甚至又转向水域中生活，并在各种条件下发展为很多新的类型，现代被子植物在植物界占绝对统治地位，已知者已有 300 余科近30万种。

被子植物最可能是在古热带区内发生，并逐渐向两极方向发展的。因为最早的被子植物化石首先发现于古热带区，以后才在高纬度区陆续有发现；而且，同一时期内，低纬度区发现被子植物化石的百分比高于高纬度区；现代属于原始被子植物的各科相当集中地分布于太平洋西岸，尤其在东南亚热带区亦说明了这一点。

从系统发育的推论，化石出现的顺序等方面，一般认为最原始的被子植物是木兰目，它们是由裸子植物演化而来，但究竟哪种裸子植物是它的祖先类型？曾有人认为木兰目花的结构与本内苏铁目两性花的结构相似，可能由本内苏铁目起源，也曾有过开通目起源说，至今尚未研究清楚。

十四、植物界演化的主要阶段

地球上有生命的资料，目前已追溯到距今32亿年前，在非洲太古代无花果群中发现细菌和古球藻，而较确切的动物印痕化石发现于晚元古界顶部，故植物界出现早于动物界。

植物界自出现以来，历经亿万年变迁，不断地发展演变，它与地壳历史的发展是一致的，所以整个植物界的进化过程就是它与外界环境矛盾而又统一的过程。但起决定性作用的是植物界自身的矛盾。植物界和动物界一样遵循着由水生至陆生，低级至高级，简单到复杂三个规律演化发展。其中生殖器官和维管束的进化是最主要的内容。地史时期植物界可以划分为五个主要演化阶段（图19—168）。

（一）菌藻植物阶段

太古代、元古代至早泥盆世以前。最早期的植物界都生活于水中，无器官的分化。前期以丝状藻类为主，后期以叶状藻类为主，并造礁。

（二）裸蕨植物阶段

志留纪末期至早中泥盆世。加里东构造阶段地壳活动使地壳上陆地面积增大，植物界由水域进征到陆地，外界环境的改变，使植物机体的形态和结构有各种适应和分化，如逐渐有茎、叶的分化，输导系统维管束的出现，茎表皮角质化及具气孔等。

最早的陆地植物以裸蕨植物为主，并有原始的石松，节蕨和原始的真蕨植物，它们也有很多特征与裸蕨纲相近，这说明虽然各类植物有其自身的特征，但可能起源于相近的祖先类型，进驻陆地后，初步适应及分化，故形态结构差异不太大，也较低级，仅适应于滨海潮湿低地，植物体矮小（图19—169，179）。

（三）蕨类原始裸子植物阶段

晚泥盆世至早二叠世。以石松纲、节蕨纲、真蕨纲和原始裸子植物的种子蕨纲、科达纲为主。此阶段还可划分为两个时期：

1．晚泥盆世至早石炭世　裸蕨植物消失。石松纲、节蕨纲、真蕨纲和原始的裸子植物种子蕨钢、科达纲开始发育，它们都已有根、茎、叶的分化，输导系统进一步发育为管状中柱和网状中柱，真蕨、种子蕨植物扁化的大型叶扩大了光合作用的面积；而原始的裸子植物则从繁殖后代方面比蕨类植物较能脱离对水的依赖，自晚泥盆世起古生代植物群的面貌已基本形成，小乔水状植物亦较普遍，早石炭世已有小片的滨海沼泽森林，形成了造煤的物质基础（图19—171、172）。

2．中石炭世至早二叠世（在我国一直延至晚二叠世）此时期上述各类植物都达到极度繁荣，自二叠纪起并出现中生代型的蕨类和裸子植物（图19—173，174、175，176）。

自中石炭世至早二叠世（或至晚二叠世），地壳无巨大变动，植物界渐进式进化状态较明显，各类植物按各自的矛盾发展，如节蕨纲*Sphenophyllum*和*Annularia*虽然一直繁盛，但急剧演变的种不太多，只有*Lobatannularia*在晚二叠世极度发展；种子蕨纲则因它结构的进步而演替较快，如在中晚石炭世脉羊齿类极盛而至早二叠世就以美羊齿类占优势。欧洲在晚石炭世及早二叠世因地壳活动，地壳表面自然地理面貌有改变，气候趋向于旱，裸子植物就显出它的优越性而迅速发展了早期类型的松柏、银杏、苏铁等。

此阶段各类植物的极度发展形成了广阔的滨海森林沼泽，晚期也有内陆沼泽是全球的重要聚煤时期。我国中、晚石炭世，早二叠世至晚二叠世，在不同地区各有重要的含煤地层。

自中石炭世起，植物界因能适应不同气候地理条件逐步形成植物地理分区，晚石炭世开始已较明显，到二叠纪各区的植物逐渐发展有它本区的特殊性，并具特有的标志植物。

（四）裸子植物阶段

晚二叠世（或早三叠世）至早白垩世。以裸子植物的苏铁纲、银杏纲、松柏纲和中生代型真蕨植物为主。也可再分两个时期：

1．晚二叠世至早、中三叠世，或早、中三叠世　由于直至二叠纪末结束的海西构造阶段的地壳活动，地表高山、陆地面积进一步扩大，干旱带增加，突变的环境促使蕨类植物和原始裸子植物衰减，而原来不占主要地位的中生代型裸子植物有了新的发展，总的特点为既有少数二叠纪延续生存的植物，又有此时期新产生的各种类型。世界各地相似性大于特殊性，只有南半球变化不大。

2．晚三叠世至早白垩世　此阶段为中生代裸子植物极度繁盛期，也是一个重要的聚煤阶段，如晚三叠世、早中侏罗世、早白垩世。各时期裸子植物的形态演变，除少数外，由于叶形简化而不明显，但真蕨纲和残留的种子蕨却在各阶段都有一定代表作为划分地层的重要代表分子（图19—177，178，179，180）。

自晚三叠世起，北半球又有植物地理分区现象，在侏罗纪早、中期一度不显著，至早白垩世又较明显，并延续至新生代。

（五）被子植物阶段

自晚白垩世至第四纪。由于阿尔卑期构造阶段各期的地壳活动，地球表面各地气候差异大，早白垩世初出现的被子植物；至晚白垩世显出它对环境适应的优越性进而排挤了裸子植物。第三纪尤其在第四纪冰期后被子植物占绝对统治地位，与现代植物界面貌相似。第三纪也是世界的重要造煤期，我国辽宁抚顺早第三纪有厚达百米的褐煤，华南两广及云

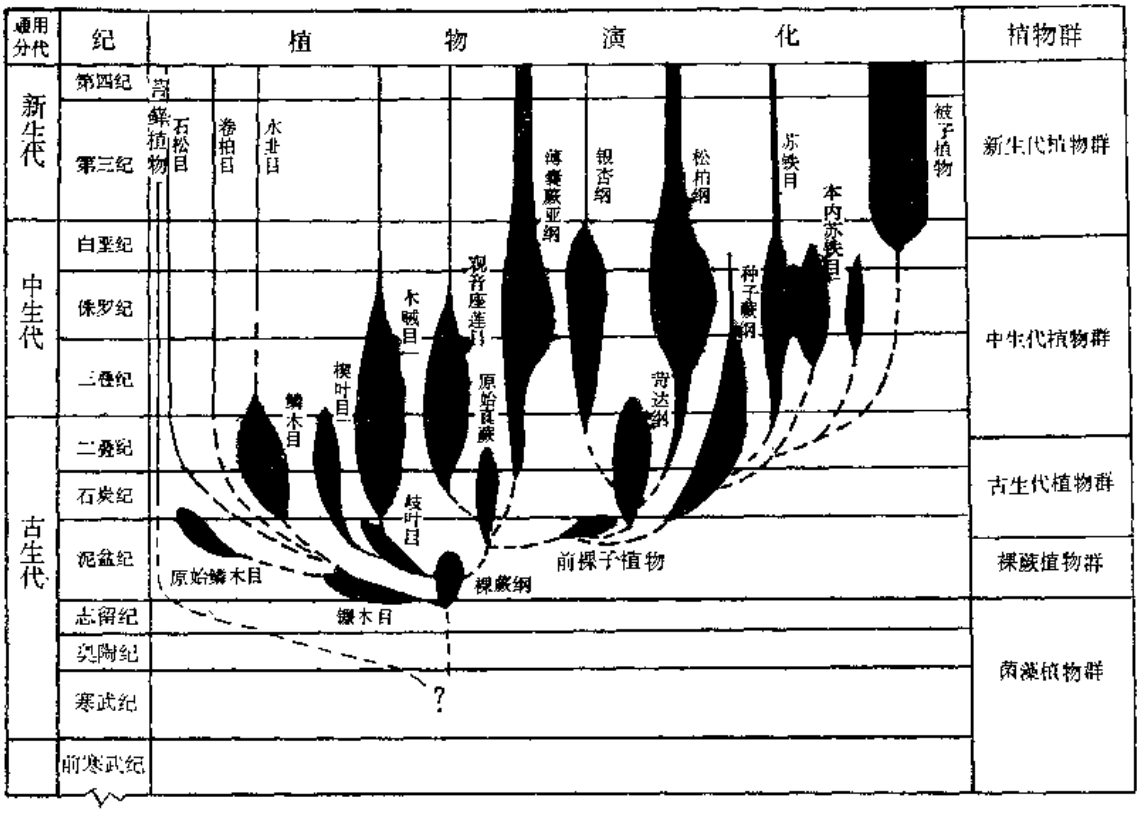


图 19—168　高等植物（维管束植物）演化示意图

（注：1.前裸子植物系原裸子植物之误；2.右二黑凸镜图加排“开通目”）

南也发育小型含煤盆地。

第四纪植物面貌基本与现代相似。

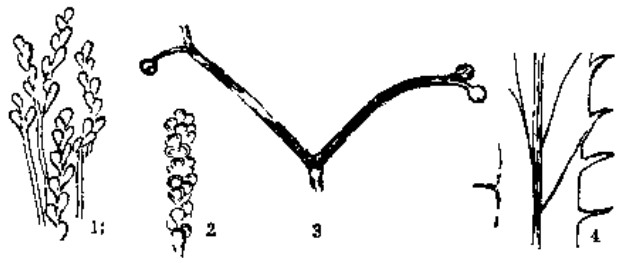


图 19—169 中国早泥盆世重要植物分子

1—*Zosterophyllum sinensis* Li et Cai; 2—*Z. yunnanicum* Hsü;
3—*Cooksonia zhanyiensis* Li et Cai; 4—*Drepanophycus spinaeformis* Goepp.

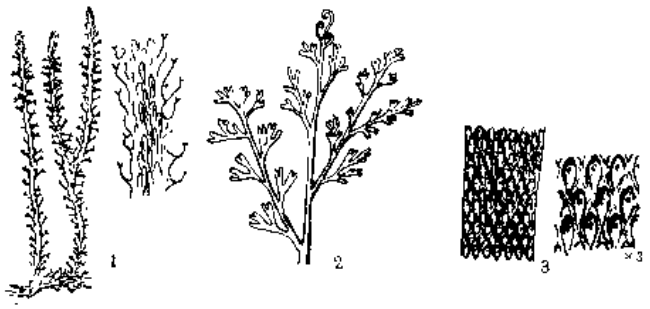


图 19—170 中国中泥盆世重要植物分子

1—*Protolepidodendron scharyanum* (Krejči); 2—*Protopteridium minutum* Halle
3—*Lepidodendropsis arborescens* (Sze)

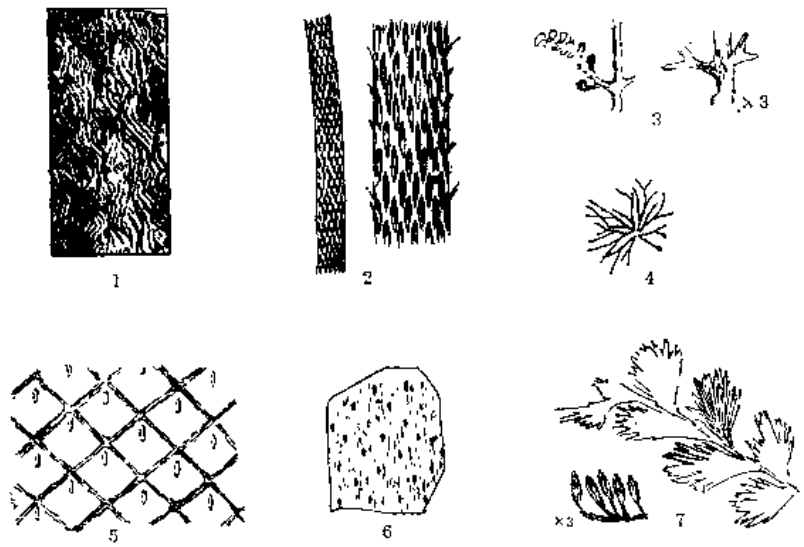


图 19—171 中国晚泥盆世重要植物分子

1—*Sublepidodendron mirabile* (Nath.); 2—*Lepidodendropsis hirmeri* Lutz; 3—*Hamatophyton verticillatum* Gu et Zhi; 4—*Sphenophyllum pseudotenerrimum* Sze; 5—*Leptophloeum rhombicum* Dawson; 6—*Cyclostigma kiltorkense* Haught; 7—*Archaeopteris macilenta* Lesq.

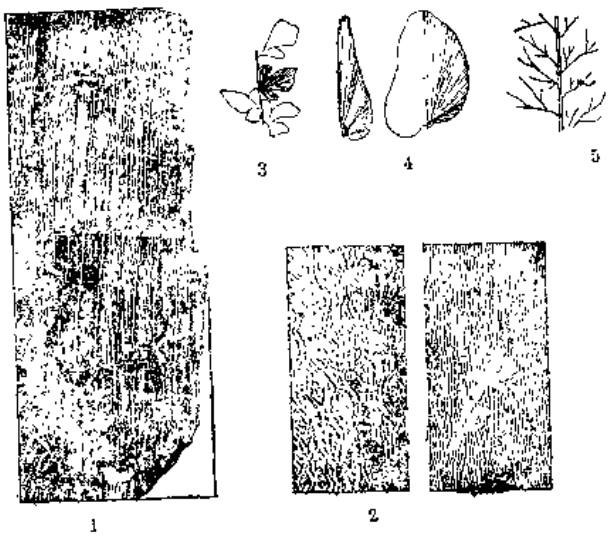


图 19—172 中国早石炭世植物群重要分子

1—*Archaeocalamites scrobiculatus* (Schloth.) Sew.; 2—*Sublepidodendron mirabile* Nath.; 3—*Triphyllopteris collombiana* Schimp; 4—*Cardiopteridium spetsbergense* Nath.; 5—*Rhodeopteridium hsianghsiangensis* (Sze)

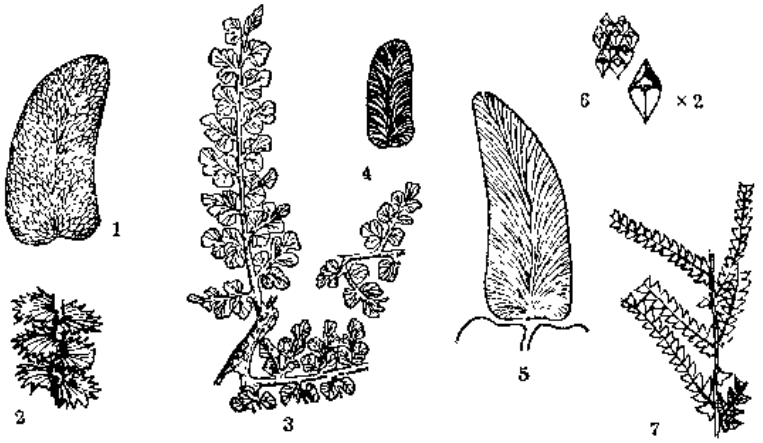


图 19—173 中国中石炭世晚期植物群重要分子

1—*Linopteris brongniartii* Gutb.; 2—*conchophyllum richthofenii* Schenk; 3—*Sphenopteris obtusiloba* Brongn.; 4—*Neuropteris kaipingiana* Sze; 5—*N. gigantea* Sternb.; 6—*Lepidodendron galeatum* Gu et Zhi; 7—*Pecopteris acuta* Brongn.

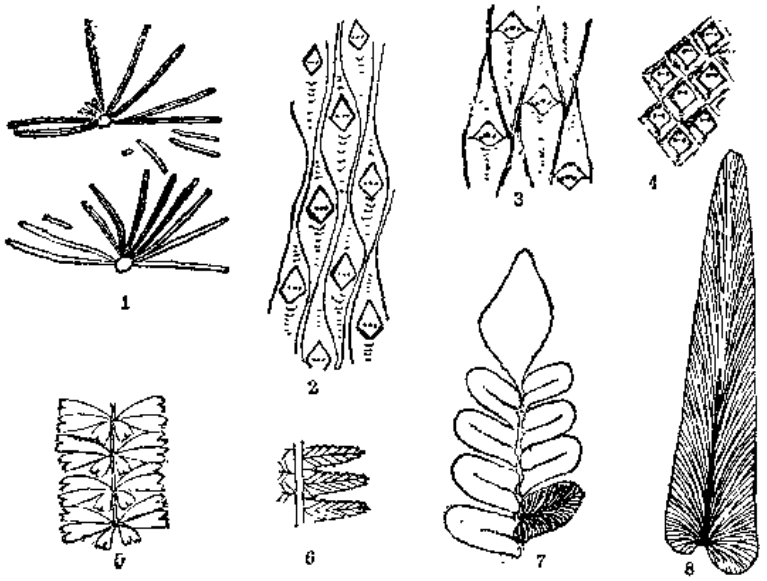


图 19—174 中国北方晚石炭世植物群的重要分子

1—*Annularia pseudostellata* Pot.
2—*Leptdodendron posthumi* Jongm. et Goth.
3—*L. szeiana* Lee.
4—*Cathaysiodendron incertum* (Sze et Lee) Lee;
5—*Sphenophyllum oblongifolium* (Germ. et kaulf.) Ung.
6—*Pecopteris feminaeformis* (Schloth.) Sterz.
7—*Neuropteris ovata* Hoffm.
8—*N. otozamioides* Sze et Lee

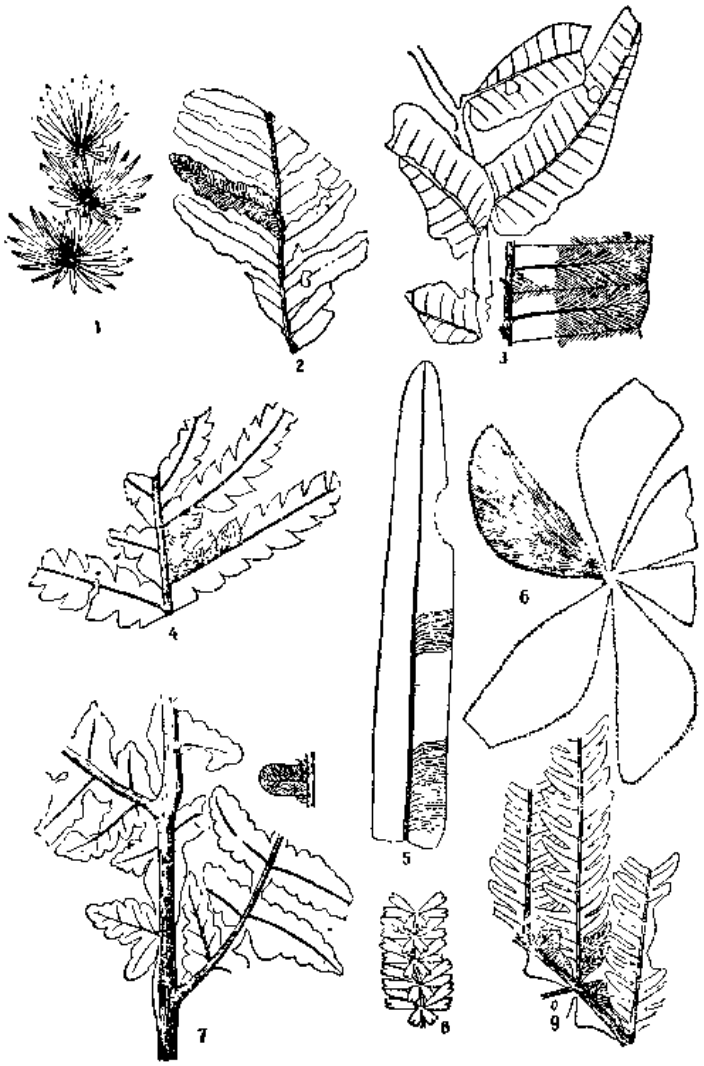


图 19—175　中国北方早二叠世植物群的重要分子

1—*Lobatannularia sinensis* (Halle)；2—*Alethopteris norinii* Halle；3—*Cathaysioptesis whitei* (Halle) Koidz.；4—*Emplectopteris triangularis* Halle；5—*Taeniopteris multinervis* Weiss；6—*Sphenophyllum thonii* Mahr；7—*Emplectopteridium alatum* Kaw.；8—*Sphenophyllum oblongifolium* (Germ. et Kaulf) Ung.；9—*Callipteridium koraiense* (Tok.) Kow.

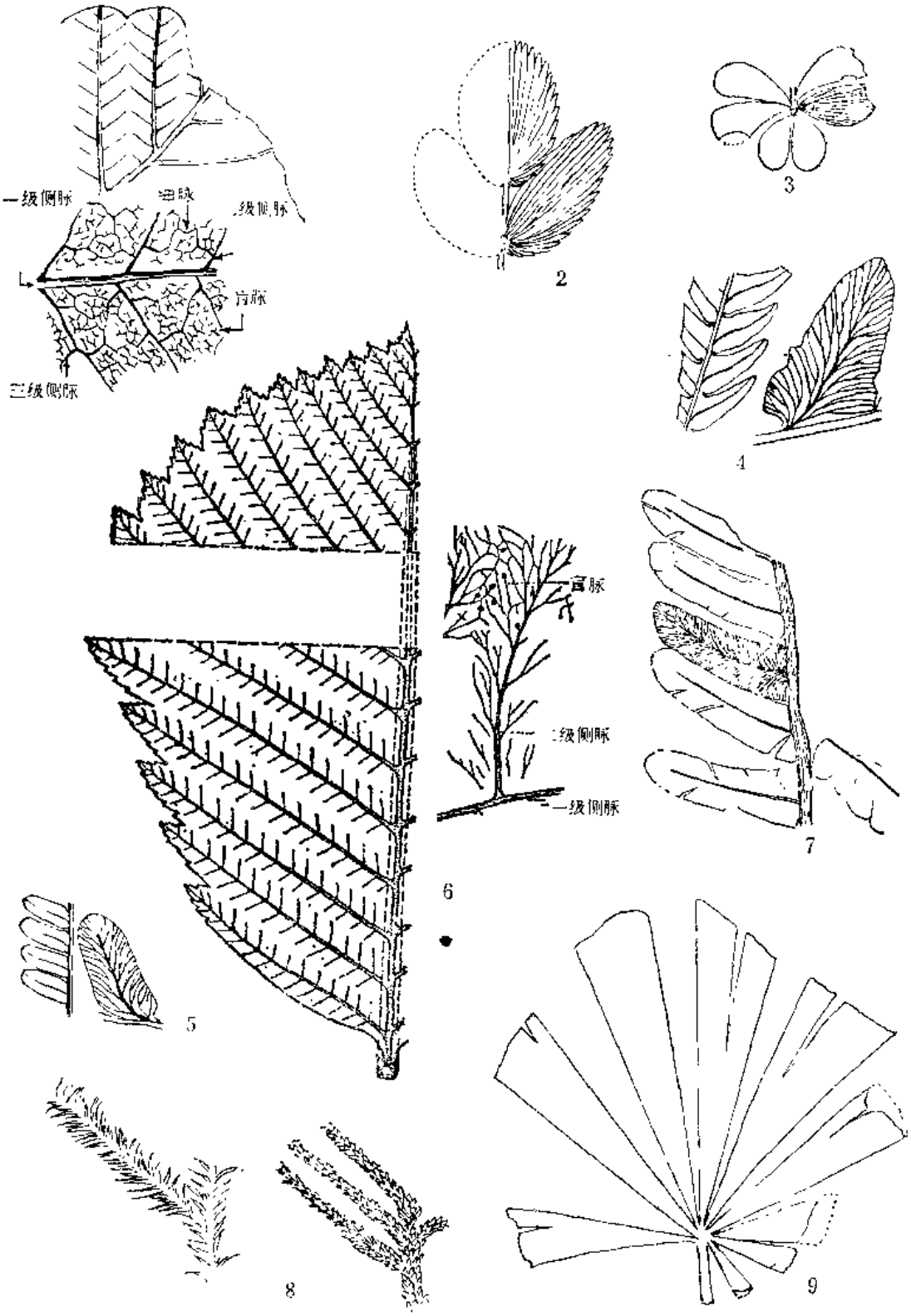


图 19—176 中国南方晚二叠世早期植物群的重要分子

1—*Gigantopteris dictyophylloides* Gu et Zhi; 2—*Lobatannularia multifolia* Koñno et Asama; 3—*Sphenophyllum sino-coreanum* Yabe; 4—*Cladophlebis permica* Lee et Wang; 5; *Pe²opteris anderstonti* Halle; 6—*Gigantonoclea acuminatiloba* (Shim.) Gu et Zhi; 7—*Neuropteridium coreanicum* Koiwai; 8—*Ulmannia frumentaria* (Geinite) Florin; 9—*Rhipidopsis panii* Chow

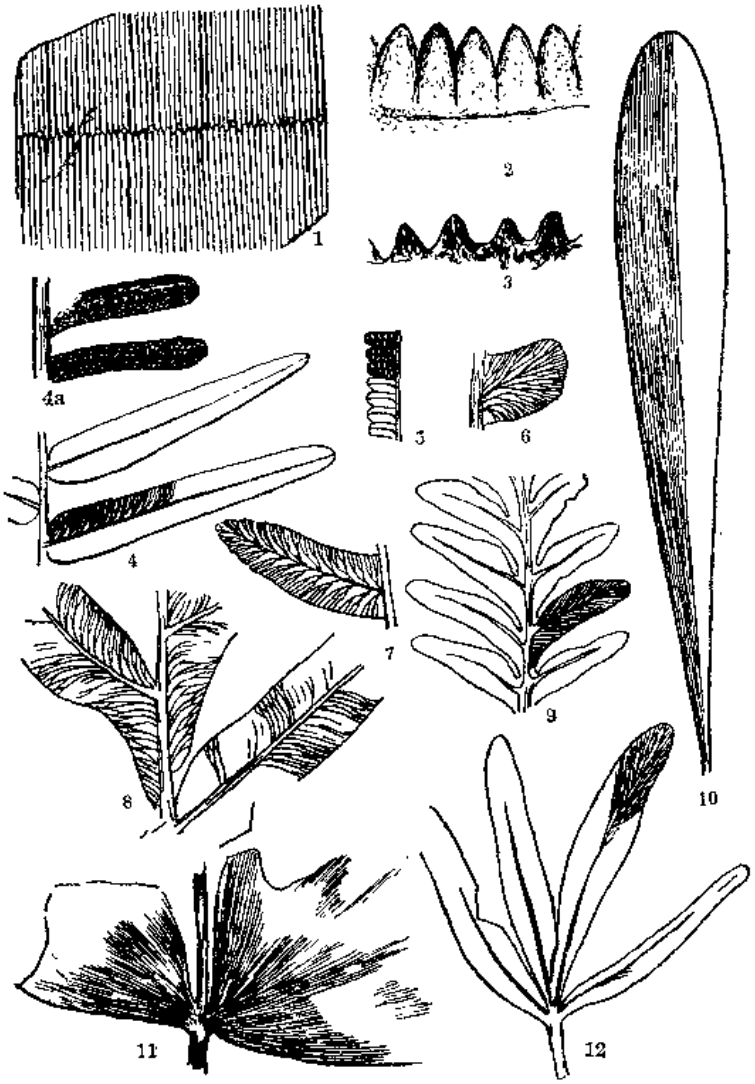


图 19—177　中国北方晚三叠世植物群重要分子

1—*Neocalamites carcinoides* Harris; 2—*Equisetites sthenodon* Sze; 3—*Equisetites deltodon* Sze; 4—*Bernoullia zeilleri* Pán; 5—*Asterotheca szeiana* (Pán); 6—*Todites shensiensis* (Pán); 7—*Cladophlebis raciborskii* Zeiller; 8—*Danaeopsis fecunda* Halle; 9—*Thinnfeldia rhomboidalis* Ettingshausen; 10—*Glossophyllum*? *shensiensis* Sze; 11—*Sphenozamites changi* Sze; 12—*Sagenopteris lanceolatus* Huang et Chow

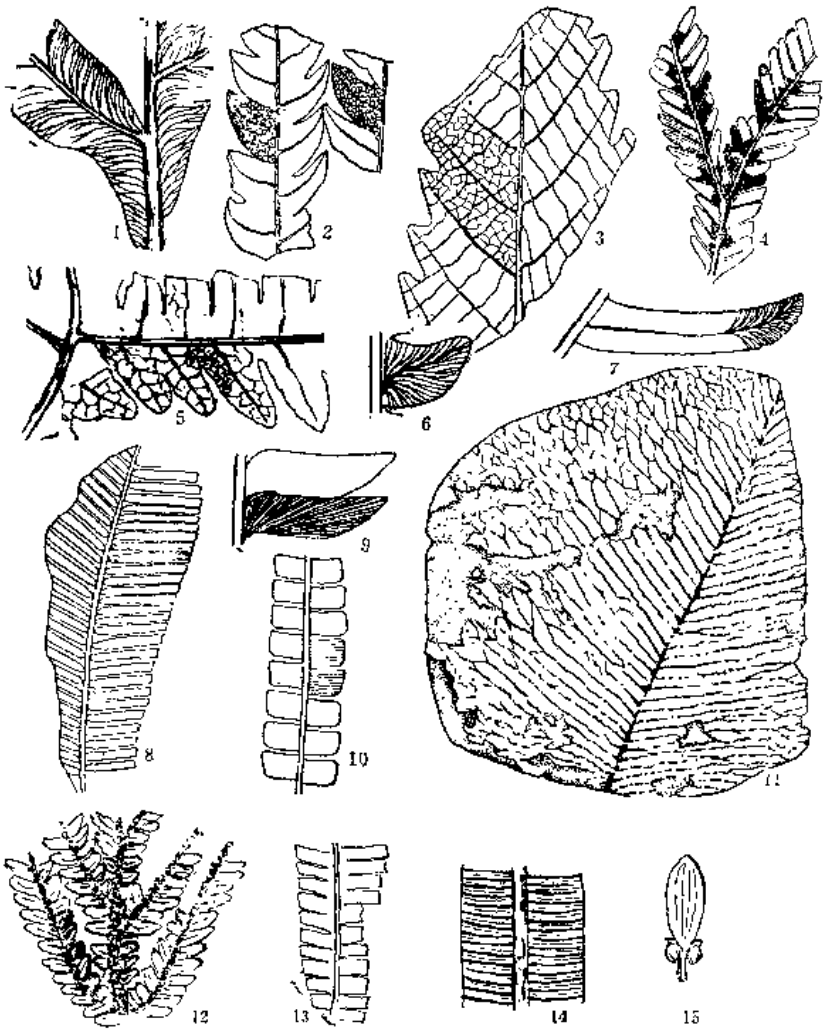


图 19—178　中国南方晚三叠世植物群重要分子

1—*Danaeopsis fecunda* Halle; 2—*Dictyophyllum nathorsti* Zeiller; 3—*Clathropteris meniscoides* Brongniart; 4—*Ptilozamites chinensis* Hsü; 5—*Goeppertella kwangyüanensis* Li; 6—*Todites goeppertianus* (Münster) Krasser; 7—*Cladophlebis raciborskii* Zeiller; 2—*Pterophyllum ptilum* Harris; 9—*Drepanozamites nilssoni* (Nath.) Harris; 10—*Anomozamites* cf. *minor* (Brongn.) Nath.; 11—*Anthrophyopsis crassinervis* Nath; 12—*Lepidopteris ottonis* (Goepp) Schimper; 13—*Pterophyllum aequale* (Brongn.) Nath.; 14—*Taeniopteris leclerei* Zeiller; 15—*Cycadocarpidium erdmanni* Nath

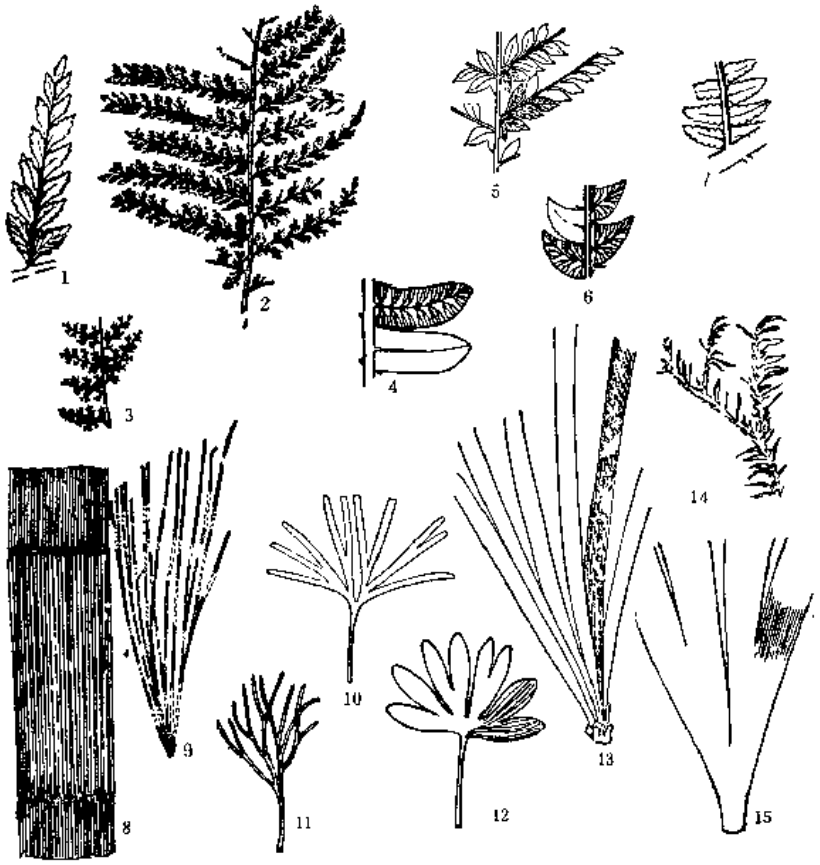


图 19—179 中国北方侏罗纪植物群的重要分子

1—*Coniopteris burejensis* (Zal.) Sew.; 2—*C. hymenophylloides* Brongniart; 3—*C. tatungensis* Sze; 4—*Cladophlebis asiatica* Chow et Yeh; 5—*Eboracia lobifolia* (Phillips) Thomas; 6—*Todites willamsoni* (Brong) Sew; 7—*Raphaelia diamensis* Seward; 8—*Neocalamites hoerensis* (Schimper) Halle; 9—*Czekanowskia rigida* Heer; 10—*Baiera gracilis* (Bean MS) Bunbury; 11—*B. furcata* (L. et H.) Braun; 12—*Ginkgoites sibiricus* (Heer) Seward; 13—*Phoenicopsis speciosa* Heer; 14—*Elatocladus manchuricus* (Yokoyama) Yabe; 15—*Sphenobaiera lata* (Vach.) Dou (MS)

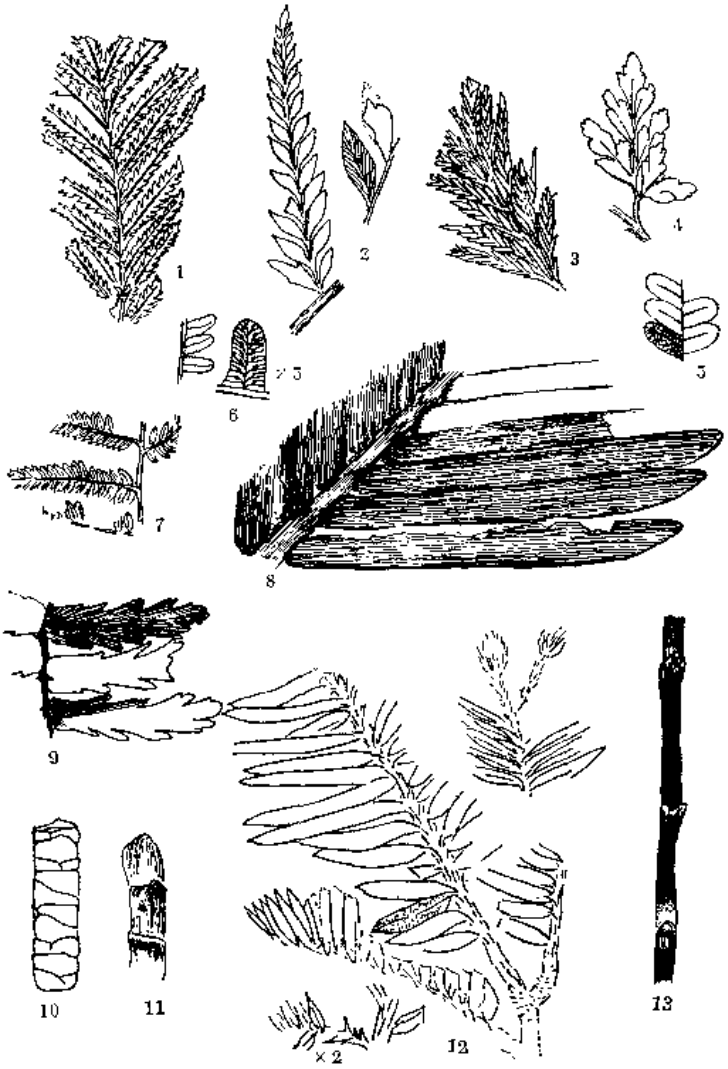


图 19—180 中国早白垩世植物群的重要分子

1—*Acanthopteris gothani* Sze; 2—*Coniopteris nympharum* (Heer); 3—*Onychiopsis elongata* (Geyler) Yokoyama; 4—*Ruffordia goepperti* (Dunker) Seward; 5—*Weichselia reticulata* (Stokes et Webb) Fontaine; 6—*Gleichenites cycadai* (Schenk) Prynada; 7—*Klukia* (*Cladophlebis*) *browniana* (Dunker); 8—*Zamiophyllum buchianum* (Ett.); 9—*Neozamites verchojanensis* Vach.; 10—*Suturovagina intermedia* Chow et Tsao; 11—*Manica dalatzensis* Chow et Tsao; 12—*Cephalotaxopsis asiatica* Wang; 13—*Frenelopsis elegans* Chow et Tsao

十五、孢子花粉分析

一）孢粉分析的研究对象和内容

1．孢子和花粉为植物繁殖器官的组成部分。孢子为孢子植物的生殖细胞，花粉为种子植物的雄性生殖细胞。

有的孢子植物，在同一世代里只产生大小基本相等、形态相同的孢子，称为同孢植物，如苔藓植物和大部份蕨类植物。有的孢子植物产生大小两种孢子，大的为雌性，小的为雄性，称为异孢植物，如现代蕨类的卷柏属和古生代石松纲的鳞木属。除了异孢植物

外，一般的孢粉粒大小为十数微米至一百微米左右，只有在显微镜下放大数百至一千倍才能看清楚。

孢子主要有两种基本形态类型，一种是具单缝的两侧对称孢子，另一种为具三缝的辐射对称孢子（图19—181）。花粉的形态极为多样，主要和花粉粒上沟、孔的数目和分布位置有关（图19—181）。

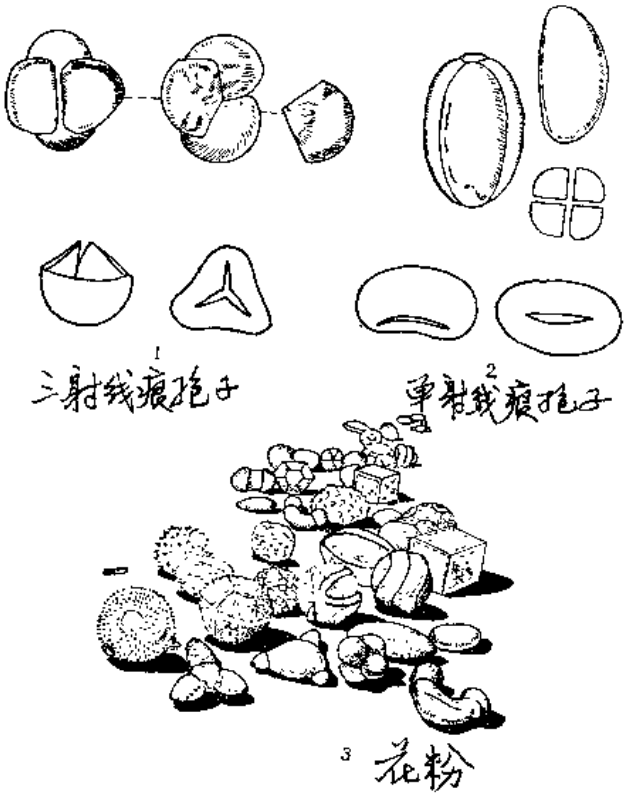


图 19—181　孢子和花粉的基本形态

1—三射线痕的孢子；2—单射线痕的孢子；
3—各种形态的裸子植物和被子植物花粉

2．孢粉分析的原理和在地质上的应用　孢粉分析的研究对象就是地层中保存的化石孢子和花粉（简称化石孢粉）。孢粉分析是古植物学的一部份，作为一门独立的学科只有几十年的历史，目前，它在地质、勘探上的应用已相当广泛，这是由于化石孢粉较之大化石量多，体小、质轻而易于搬运和容易保存等特点所致。

植物体能产生大量的孢子花粉（图19—182）。据植物学家波耳（F. Pohl）对某些植物花粉进行统计（以一朵花为单位）的结果如下：

Corylus avellana　产生2,550,000粒花粉

Fagus selvatica　产生　637,000粒花粉

Acer pseudoplatanus　产生　94,000粒花粉

Tilia cordata　产生　43,000粒花粉

Betula verrucosa　产生　6,700粒花粉

从上述资料可知，一颗树的花粉产量更大，即使在搬运、沉积和石化过程中损失了绝大部份，仍能丰富地保存于沉积地层中，这样，它在地层中较之大的动植物化石更易于发

现，特别是在石油、煤田钻井的岩心中，大化石难于发现的情况下，更显出孢粉分析的优越性。此外，巨大的数量还可使我们进行数量统计，更精确地反应出当时植物群的面貌，进而确定地层时代和进行地层对比。

植物体产生的孢子花粉，在繁茂开花时间大量存在于大气中，称之为“花粉雨”。花粉雨最终必然会落在土壤、沼泽，河流和湖泊的表面，并被埋葬成为沉积岩的组成部份（图19—183）。孢粉粒由于其体小、质轻、被风、水搬运的距离可以很远，据马尔丁等（Pauls Martin et Jane Gray, 1962）的资料表明，南极洲一个岛（Tristan da Cunda）的冰川期后泥炭中存在假山毛榉（*Nothofagus*）花粉，而假山毛榉森林发育在南美洲，

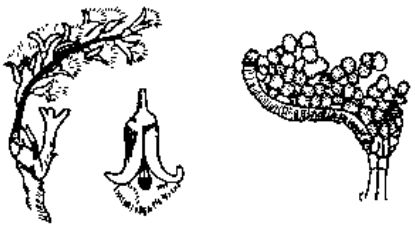


图 19—182 开花的柳（左）和蕨类的成熟孢子囊（右）

图 19—183 风力传播花粉及孢子的示意图

距该岛最近处为4500公里，说明此花粉至少被搬运了4500公里。根据Л. А. 库普里扬诺娃的资料推测，一些木本植物的花粉扩散距离为300—2100公里。这样大的扩散范围不竟使人们怀疑，沉积物中的孢粉究竟能否反映当时、当地植物群的面貌？不少学者（G. 额尔特曼，1937；E. B. 柯列涅娃1951—1952；E. Д. 扎克林斯卡娅1947等）的研究证明，绝大部份花粉和孢子都落在产生孢粉的植物体附近，被搬运出很远的孢粉粒往往只占总数的很小一部份。因此，我们从沉积物中所获得的孢粉大体上能反映该地当时植物群的面貌，加之有少部份从邻区远距离搬运来的孢粉，更可提供有关广大地区内植物群的性质和植物群成份的资料，更有利于确定时代和对比。

孢粉的外壁成份为一种化学上较稳定的物质（基本上是碳水化合物的孢粉素 $C_{96}H_{14}O_{24}$ 以及近似角质和纤维素的浸胶物质），将其加热至300℃并不破坏，放在浓酸中也不溶解。因此，化石孢粉（壁部）保存的机会就较多，矿化程度也较其他大化石低，以致在变质的沉积地层中和代表干燥气候、氧化环境的红层—“哑层”中也能发现孢粉，使孢粉分析能发挥其独特的作用。

孢粉分析也有其缺陷之处，分析需耗较高的费用和较长的时间，工作量较大以及不能在野外立即应用等，但因其优点突出，尽管存在不少缺点，仍然是目前广泛应用的一种古植物学方法。

在地史上，植物是随着自然地理条件的变化而演变的，由低级到高级，由简单到复杂。一定时期生长一定的植物，这些植物各产生一定形状和构造的孢粉，因此，不同时代的地层中的孢粉是不相同的。同时，植物能灵敏地反映当时的自然地理条件，因此，孢粉分析又可为追溯古地理、古气候提供一定的资料。如在地层中有菱、睡莲等水生植物的花

粉，可推测当时有湖泊或沼泽存在；发现冷杉花粉会想到附近有高山；存在桃金娘科、棕榈科花粉指示当时为热带—亚热带的气候等。

孢粉分析的全部内容包括下述几个方面：

1）野外地质情况的观察，地层剖面的测制和样品的系统采集；

2）室内孢粉样品的分析处理，使岩样中的孢粉粒富集，使能在镜下进行观察、鉴定；

3）孢粉粒的镜下鉴定和照相，并依属、种分类统计，计算其百分含量；

4）根据鉴定、统计的结果绘制各种孢粉曲线；

5）根据各种孢粉曲线来划分地层，推断植物群的性质；

6）根据植物群的成份和特征确定含孢粉的沉积地层的时代，推测当时的古气候和古地理面貌等。

6）根据植物群的成份和特征确定含孢粉的沉积地层的时代，推测当时的古气候和古地理面貌等。

（二）孢粉分析的野外采样

孢粉样品的采集和其他化石的采样一样，首先应了解清楚该区的地质构造、地层出露情况、岩性变化等特点。在新区作孢粉分析时，首先要选择岩层出露全、地质界线清楚，动植物化石丰富的剖面作为全区分层、对比、确定时代的标准剖面。标准剖面的孢粉组合和孢粉谱可以作为全区其他剖面对比的准则。在没有条件建立标准剖面的地区，只能根据邻区的孢粉资料进行间接的对比，并参照其他古生物资料共同确定地层的时代。

1．一般露头采样　测制地层剖面，同时按不同要求规定的采样间距，系统采集孢粉样品。样品的重量一般为100—500克。含孢粉量多的岩石采样量可少些，反之则多采。样品必须附有标签，详细写明产地、层位，地层记录的野簿上同时登记上样品号码。附有标签的样品用牛皮纸或塑料口袋包装好，以防雨淋或混入现代孢粉。

采样目的仅是为了解决某层位的时代，则除了系统采样外，还应在估计的接触界线附近加密间隔多采样品；如果是解决“哑层”的地质时代，可在其中的黑色、暗色夹层中每隔0.1—0.5米采一块样品。为了详细划分地层，确定地层时代到“阶”，采样间隔一般为5—10米，如果层薄且变化大，可2—5米或1—2米采样一块；若岩层很厚，岩性变化又小，可以采用10—15米或更大间距。样品应采新鲜岩石，不应在风化壳、裂缝、节理面上采集。如岩石风化较厉害，可剥土或挖探槽。风化的岩石结构疏松，水流可以带走其中的孢粉，因此孢粉含量往往较新鲜的岩石为低，而且还可混入现代孢粉影响鉴定结果的正确性。

不同岩性含孢粉量不同，一般是灰色、暗灰色、黑色的岩石和具有有机物质痕迹或植物碎片的岩石含孢粉多；红色、粉红色、砖红色的岩石或夹有石膏、盐岩层的岩石一般代表不利于植物生长的干旱气候条件下的沉积，往往不含或少含孢粉。孢粉粒的沉积速度和细砂粒、粉砂粒等相近，因而细砂岩、粉砂岩、粉砂质泥岩中常含有丰富的孢粉、砾岩、粗砂岩、中砂岩中少含或不含孢粉。

2．钻孔岩心采样　要求与露头采样基本相同，但特别要注意岩心编录，上下层位和岩心深度一定要搞清楚。采样量一般为50—100克。

（三）孢粉样品的室内分析及处理

样品室内分析的目的是通过化学、物理方法，使分散保存于沉积物内的化石孢粉粒富集起来，以便制成薄片，置于光学显微镜下观察、鉴定、统计。

1．分析的一般原理　孢粉粒的比重一般是小于2.1，而矿物颗粒及岩屑的比重一般大于2.1，我们利用比重介于两者之间的一种比重液，经过离心作用，使孢粉粒和矿物颗粒及岩屑彻底分离，孢粉粒浮于表面，而大于重液的岩屑、矿物颗粒下沉。然后将上部含有孢粉粒的重液取出，使其稀释，使比重小于孢粉粒，再经过离心作用，即可将孢粉粒富集起来。

我们目前一般采用ПЛ-6 比重液，配制法如下：取 664 克碘化钾溶于一升过滤水中，另用145克锌和656毫升碘氢酸（比重为1.56）充分作用，然后将上述二者合并，过滤、蒸发达到所需的比重。

2．样品处理的一般步骤

1）机械破碎及酸、碱处理　取样品 50—150 克，冲洗、干燥后，将其捣碎成粉末，并用直径为0.25毫米网孔的筛子过筛，然后倒入800—1000CC 的烧杯中。样品捣碎的目的是为了能充分进行下一步酸、碱处理。

酸处理是加15％的 HCl，目的是除去包裹孢粉粒的钙质胶结物。

碱处理是加10％的 KOH 或 NaOH 溶液，其目的是溶解岩石中的胶结物和腐植质，使孢粉粒和包裹它的物质分离。

2）重液浮选　用比重为2—2.25（根据不同岩石样品来决定）的比重液来进行浮选，最后将沉淀集中的孢粉加入少许甘油，即为鉴定的样品。

如样品含有少量植物残体和碳质碎屑，则在碱处理以前应进行氧化去掉碳质，其方法是将样品注入30％的稀硝酸，加热 5 分钟后用过滤水清洗，然后再进行碱处理和酸处理，其他步骤相同。

（四）孢粉分析的成果解释

1．孢粉组合和孢粉谱　均为孢粉分析鉴定、统计的成果。由沉积岩一定层位的样品中所获得的全部花粉和孢子称之为孢粉组合，用百分数表示其中各个属种的百分含量，就称之为孢粉谱（表19—3、表19—4）

东北某地剖面的孢粉组合：　　**表 19—3**

Sphagnumsporites sp.
Foveosporites sp.
Deltoidospora sp.
Punctatosporites sp.
Taxodiaceaepollenites sp.
Pinuspollenites sp.
Sporopollis sp.
Plicapollis sp.
Tricolpites sp.
Betulaepollenites sp.
Ulmopites sp.
Salixipollenites sp.
Cornaceoipollenites sp.

Retitricolpites sp.
Triporopollenites sp.
Tricolporopollenites sp.
Dicolpopollis sp.
Monocolpopollis sp.

××孔松花江组的孢粉谱　　表 19—4

蕨类植物孢子（31.4—36.7%）

Verrucosisporites sp.	0—6.3%
Cyathidites sp.	6.3—7.6%
Laevigatosporites sp.	2.5—6.3%
Schizaeoisporites sp.	2.9—7.6%
Cicatricosisporites sp.	1.0—3.5%
Plicatella sp.	0—3.5%
Osmundacidites sp.	0—2.5%
Punctatisporites sp.	1.0—3.6%
Leiotriletes sp.	0—2.0%
Dictyotriletes sp.	4.9—5.9%

裸子植物花粉（40.5—47.6%）

Ginkgottes sp.	0—2.6%
Bennettites sp.	1—1.5%
Classopollis sp.	0—16.5%
Podocarpidites sp.	1.4—2.0%
Abiespollenites sp.	0—2.6%
Pinuspollenites sp.	3.8—17.1%
Cedripites sp.	12.7—18.4%
Parvisaccites sp.	2.9—7.8%

被子植物花粉（21.0—31.0%）

Quercoidites sp.	0—5.2%
Magnoliapollenites sp.	0—3.0%
Proteacidites sp.	1.0—4.8%
Plicapollis sp.	0—2.0%
Gothanipollis sp.	1.0—2.5%
Aquilapollenites sp.	2.9—14.1%
Tricolpites sp.	1.0—2.5%
Tricolporopollenites sp.	1.3—6.9%

从上表可以看出，孢粉组合对植物群的特征起“定性”的作用，而孢粉谱则对植物群的特征起到“定量”的作用。

2．孢粉图式　用图表的方式表达出一个地层剖面自下而上系统的孢粉谱即为孢粉图式。一般以剖面（钻井）作纵坐标，以孢粉成分的含量作横座标。在组合中选择常见的、重要的和变化大的成份来制图，以使特征醒目，有利于划分地层和确定时代。

常见的孢粉图式有以下几种：

1）百分含量曲线图（波斯特式）常用于新生代。每一条曲线代表各个样品中某成份的百分含量的曲线（图19—184）。该图的缺点是当孢粉的百分含量接近或相似时，各种成份的曲线易拥挤或重迭而不易区分。为避免这个缺点，常分出几个独立图式，如木本植物

花粉、草本植物花粉、孢子三个大类的独立图式（图19—185）。在实际工作中还可以根据需要和组份的复杂情况设立更多的独立图式。

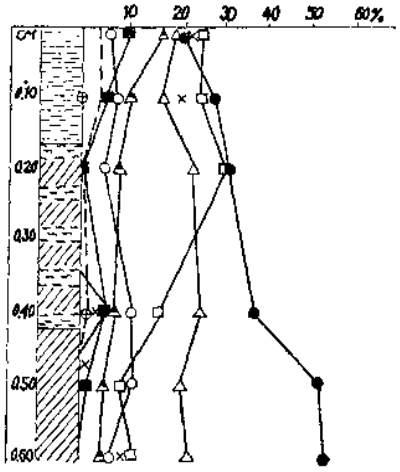


图 19—184　孢子花粉百分含量曲线图

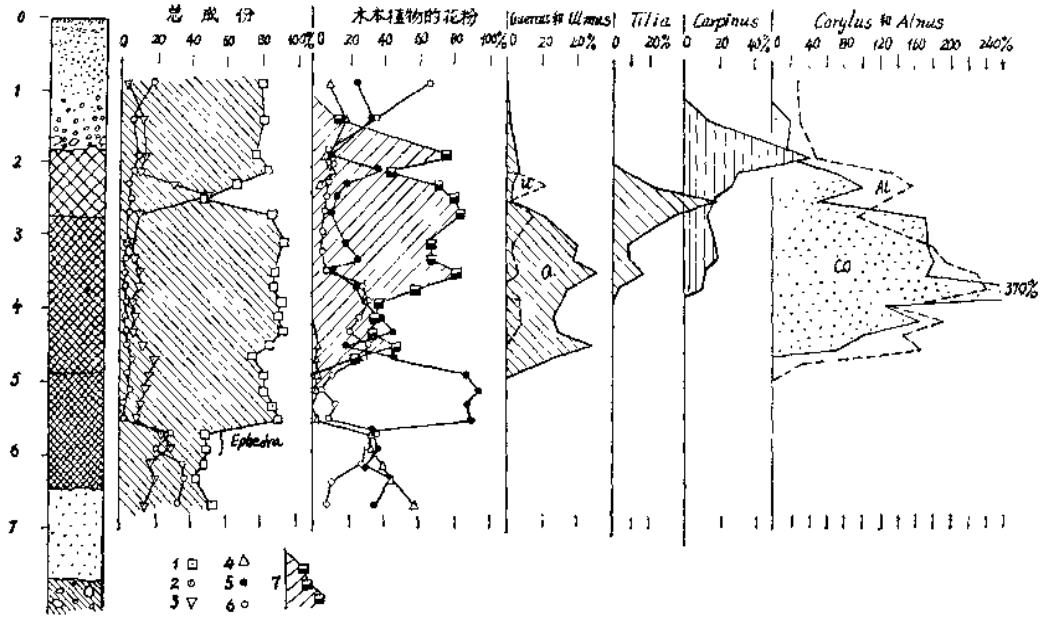


图 19—185　苏联某地第四纪沉积的孢子花粉含量曲线图。

1—木本植物的花粉；2—草本植物的花粉；3—孢子；4—*Picea*；5—*Pinus*；6—*Betula*；7—阔叶植物花粉的总数

2）棒带图　常用于中生代及煤层对比。选定的每一成份均有其独立的横坐标和纵坐标，纵坐标画在每一成份的棒带的中间，含量多少在纵坐标的两侧对称表示（左右各为其含量的1/2），将同一成份不同深度的各点联结起来并涂以颜色或线条成为形似葫芦或串珠状的图形，即为棒带图（19—186）。如相邻两个样品之间该成份的含量很少或未见时画以虚线，棒带在此段空白而不涂色或线条。

3）水平直栏图　对中生界以下较老地层时常采用该种图式。它与棒带图不同点在于纵坐标不居中间位置而位于每一成份图的左边，含量以宽2—3毫米的柱子从左向右表示，柱子长度代表该成份在该层位的含量，同一成份不同深度的柱子彼此孤立不相连接（图19—187）。

利用孢粉图式进行地层划分时采用的原则和其他古生物方法相似，即考虑某一段地层优势种的消长和先驱种的出现或老种的衰亡以及整个种群的面貌变化等。

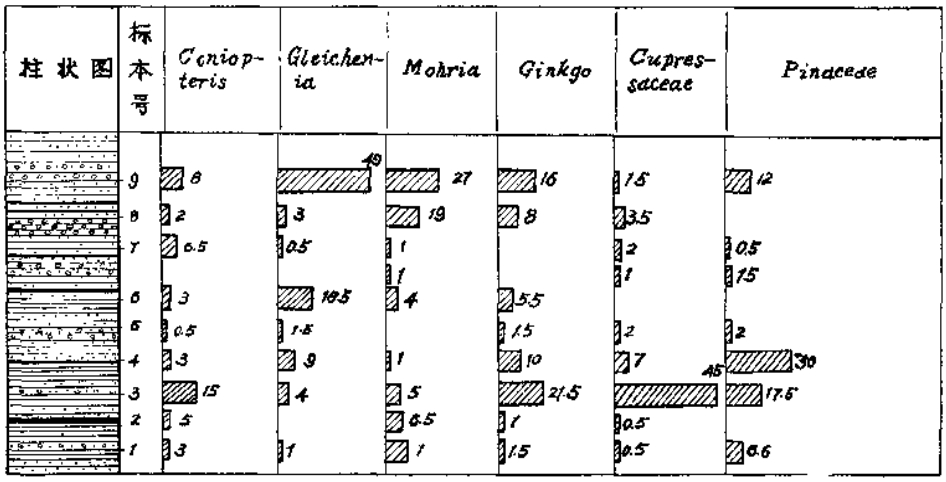


图 19-187　孢子花粉水平直栏图

（五）附：五个现代植物孢粉和五个化石孢粉的简单描述：

Lycopodium L.（石松属）　孢子四面体形，一般直径32—62微米，三裂缝。外壁两层，表面具网状、穴状、拟网状、细颗粒状四种纹饰，其中最常见的为网状纹饰，其次为穴状（图19—188）。

Polypodium L.（水龙骨属）　孢子豆形，大小变异很大，长轴长度为36—97微米（包括疣在内）。单裂缝。外壁厚度为1.5—2.4微米（包括疣在内），少数可至6.5—9.1微米，具疣状纹饰，疣因种而大小不同（图19—189）。

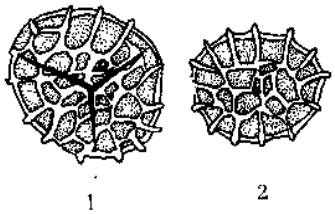


图 19—188　*Lycopodium*（石松属）
1—极面观，2—赤道面观。×500

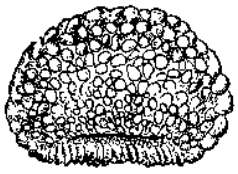


图19—189　*Polypodium*（水龙骨属）
×600

Pinus L.（松属）　花粉粒横椭圆形，由中间的本体和两侧两个气囊组成。花粉粒大小为59—118微米。本体有显著的帽缘，帽上为颗粒—线条状纹理。气囊外表光滑，向里扩展成网状，气囊之间有不明显的沟（图19—190）。

Betula L.（桦木属） 花粉粒扁球形，常具3—4个孔，个别种孔数为2—8个。外壁两层，孔处外层升高，形成突出的孔，内、外层在孔附近加厚、膨胀。表面光滑或具细颗粒纹饰(图19—191)。

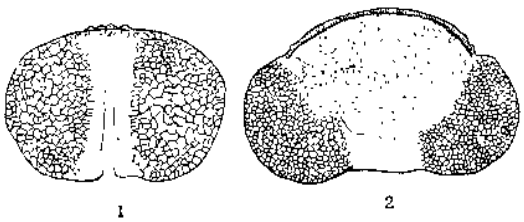


图 19—190 *Pinus*（松属）
1—极面观；2—侧面观。×550

Acer L.（槭属） 花粉粒长球形，长轴30—50微米，具三条长而宽且平行于长轴的沟把花粉粒切成三裂瓣状。外壁明显可见两层，外层轮廓线呈波浪状。表面往往具典型的条纹状纹饰，条纹由颗粒定向排列而呈指纹状（图19—192）。

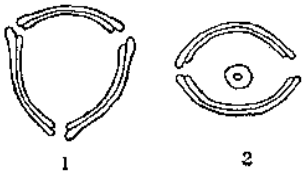


图 19—191 *Betula*（桦木属）
1—极面观；2—赤道面观。×900

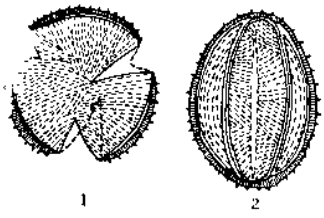


图 19—192 *Acer*（槭属）
1—极面观；2—赤道面观。×900

Schizaeisporites R. Potonié, 1951（希指蕨孢属） 孢子椭圆形，体积变异很大，长22—112微米，宽14—79微米。具单裂缝，但不常见。表面为与长轴方向斜行排列的肋条，肋条多而密，上下两面肋条映交成菱形网，肋条直或串珠状（图19—193）。白垩纪—第三纪，以晚白垩世—早第三纪为主。

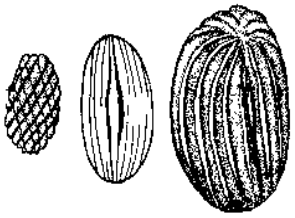


图 19—193 *Schizaeisporites*
（希指蕨孢属） ×500

图 19—194 *Calamospora*
（芦木孢属） ×600

Calamospora Schopf Wilson et Bentall, 1964（芦木孢属） 三射线的小孢子或大孢子。赤道轮廓圆形。三射线细弱，一般不长于或稍长于半径的1/2，偶尔不清楚。常具有色深的四分体接触面。外壁很薄，有许多褶皱（图19—194）。古生代—中生代。

Classopollis Pflug 1953 emend Pocock et Jansonius（具环粉属） 花粉粒成四分体或单个颗粒，圆形至椭圆形，常不规则。大小不等，直径20—70微米。花粉粒在赤道部有一圈由颗粒组成的平行虚线圈或仅表现为色调变深的环状加厚。中心有时能见到一薄壁

区，形状不规则，呈破裂状。本形态属可能为裸子植物南美杉科花粉（图19—195）。中生代—第三纪；侏罗、白垩纪繁盛。

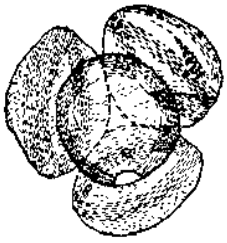


图 19—195 *Classopollis*
（具环粉属） ×400

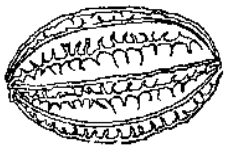


图 19—196 *Ephedripites*
（麻黄粉属） ×900

Ephedripites Bolchovitina, 1953（麻黄粉属） 花粉粒轮廓椭圆形，大小不一，常见为25—75×20—35微米，具有三条以上平行长边的肋，部份可超过10条，肋间为凹沟，凹沟两侧可具横向排列的直或弯曲的缝线，有时缝线不见，肋间有时出现破裂（图19—196）。白垩纪—第三纪。

Proteacidites Cookson et Couper, 1953（山龙眼粉属） 花粉粒扁球形，大小变化大，直径27—78微米，常见为30—45微米。极面轮廓多为正三角形，三边平直或微凸、微内凹。三孔为主，孔位于角部，膨胀但不突出轮廓线，具大而圆形的孔室。外壁两层，表面光滑至颗粒—网状纹饰（图19—197）。晚白垩世—早第三纪。

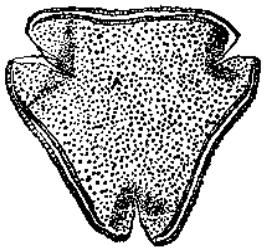


图 19—197 *Proteacidites*
（山龙眼粉属） ×1000

第二十章　分类位置未定的化石—牙形石(Conodonts)

一、牙形石概述

牙形动物是一类已经绝灭了的海生生物。动物体本身可能为两侧对称，营自由游泳生活。死后其硬体部分往往分散保存，常见的单个牙形石即其器官中的一个组分。早在一百多年前，俄国的潘德尔（Pander）在爱沙尼亚和圣彼得堡西南部早奥陶世海绿石砂岩中发现了个体微小的牙齿状化石，把它叫做牙形石（Conodonts）。这些化石个体大小一般在0.1毫米—5毫米之间，需经过化学方法处理后在双目立体镜下才能进行鉴定、研究。牙形石呈琥珀褐色或灰黑色，透明到不透明，风化后质脆，变为浅灰色。化学成分主要为薄片状或纤维状的磷酸钙，一般不溶于弱酸。外形多变，有单锥状、骨片状、骨棒状，平台状等等。

牙形石仅产于海相地层，一般说来，各种海相岩石中都可以找到。石灰岩含牙形石最为丰富，白云岩含量较少，且不易分离出完整清洁的化石，但为了解决不含其它化石的白云岩层位问题，牙形石还是很重要的。黑色页岩含牙形石的丰富程度仅次于石灰岩。灰绿色、黄绿色甚至红色海相页岩往往也含较多的牙形石。但灰色页岩、深褐色页岩含牙形石较少。国外甚至在砂岩和各种硅质岩中亦找到过完美的牙形石。含海绿石、磷灰石等绿色矿物的灰岩都是含此类化石最丰富的岩性。与鹦鹉螺、菊石、鱼类碎片共生时数量丰富，在含小腕足类、双壳类、腹足类、三叶虫、海百合茎、笔石的岩层中常有一定量的牙形石，含鐘、层孔虫、礁状珊瑚、大腕足类、介形类的灰岩中含牙形石化石较少。

牙形石广泛分布于世界各地。从寒武纪到三叠纪的海相地层中均有发现。由于它体形微小，质地坚韧，数量众多，形态特殊，而且地理分布广，很多属种垂直分布短，因此不少牙形石已成了良好的标准化石。在地层划分对比中逐渐引起了人们的注意。尤其对含石油和天然气的井下地层对比，起着更重要的作用。我国已有资料表明，西起西藏、新疆，东至江苏、福建，南到贵州、广西，北到辽宁的广阔幅员内，从寒武纪到三叠纪海相地层中均发现了牙形石，对解决地层问题甚为重要。

二、牙形石的形态构造

1．牙形石的一般形态：牙形石系齿状微体化石，其形态变化多样，大致有单锥状、骨棒状、骨片状和平台状等。根据不同形态可将牙形石分为三大类：单锥型、复合型和平台型°

单锥型：牛角状或多少有点弯曲的齿状，这种牙形石由基部和齿锥（也称主齿）两部分组成（图20—1）。基部内有一个大小不一、深浅不同的圆锥形凹穴，称为基腔或髓腔。

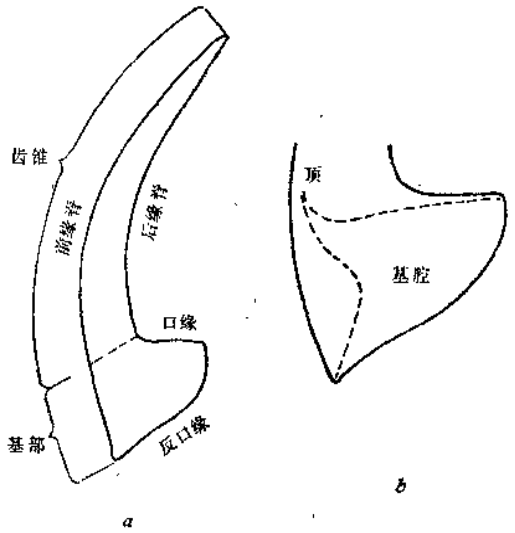


图 20—1

a—单锥型牙形石的形态构造；b—单锥型牙形石的基部构造

在凹穴之上通过薄层迭加而形成牙形石。基腔是软体的一种支持构造。齿锥向末端渐渐收尖，其表面光滑或饰以纵向脊线、沟、肋等等，因而其横切面呈棱形、透镜形、圆形、近三角形、不规则形等样式（图20—2）。齿锥横切面的形状是本类的重要鉴定特征。

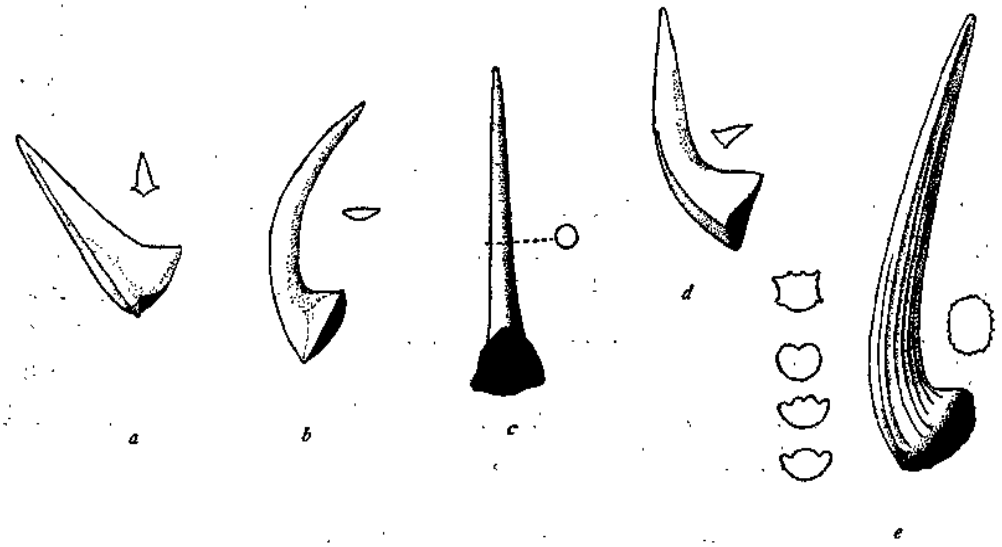


图 20—2 单锥型牙形石齿锥横切面的各种形状。

a—*Distacodus* 棱形；b—*Drepanodus* 透镜形；c—*Oneotodus* 圆形；d—*Acodus* 近三角形；e—*Scolopodus* 不规则形。均放大

复合型：复合牙形石和单锥牙形石的区别在于除主齿外具锯齿，锯齿数目不一，从一个到很多。锯齿可以从基部生出，也可以生在前、后缘脊上或沿侧脊线生出。复合牙形石通常分齿棒状和齿片状。齿棒状牙形石窄长，棒状，其上生有很多大小不等、疏密不一的

锯齿。有一个长而大的主齿，主齿下面有一凹穴称基腔（图 20—3）。齿片状牙形石呈片状，一般薄而高，锯齿狭窄，稍高，往往融合。主齿与锯齿等大或稍大于锯齿（图20—4）。齿棒状和齿片状牙形石实际上是彼此互相过渡的，因此有人将这二种构造统称突起。在复合牙形石中齿棒或齿片的数目、生长方式，锯齿的疏密程度和基腔的发育状况都是鉴定属种的主要依据。

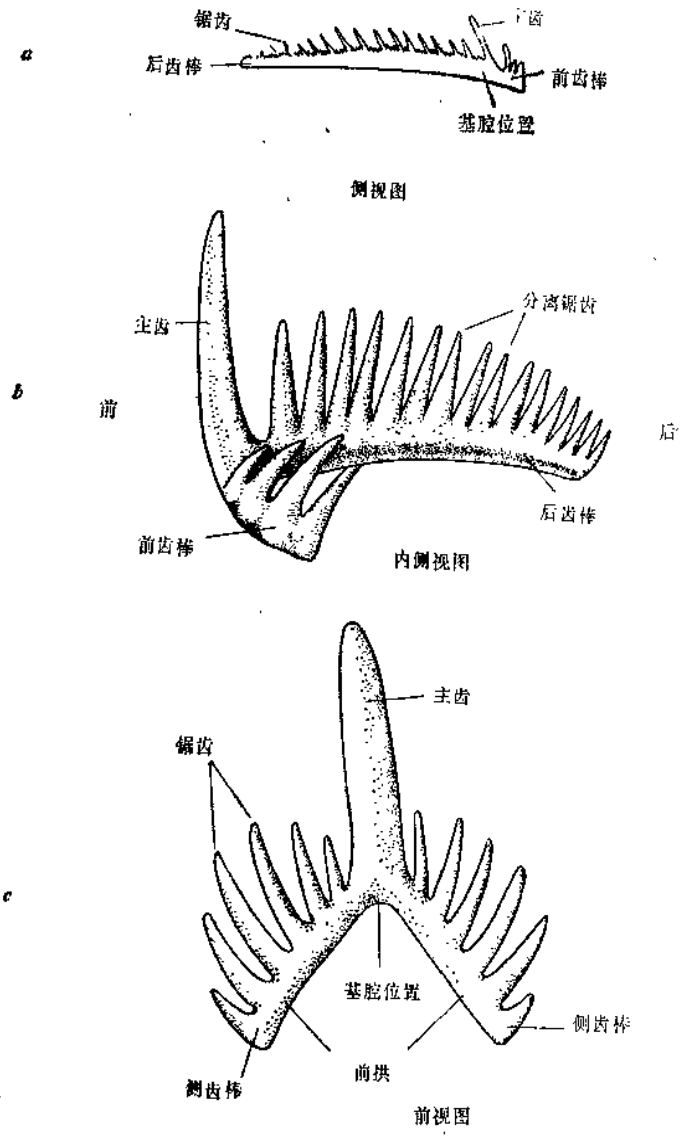


图 20—3　三个齿棒状牙形石

a—*Hindeodella subtilis* Bassler, b—*Ligona pectinata* Bassler, c—*Hibbardella angulata* (Hinda)，均放大

平台型：平台状，由平台和齿片组成，齿片向前延伸，前齿片上的锯齿较高，而平台上主要锯齿排的锯齿往往不高。平台面上饰有齿疣，隆脊等构造，平台下面有基腔（图 20—5）。在平台型牙形石中，平台的形状，齿片的发育情况，平台面上和反口面上的各种

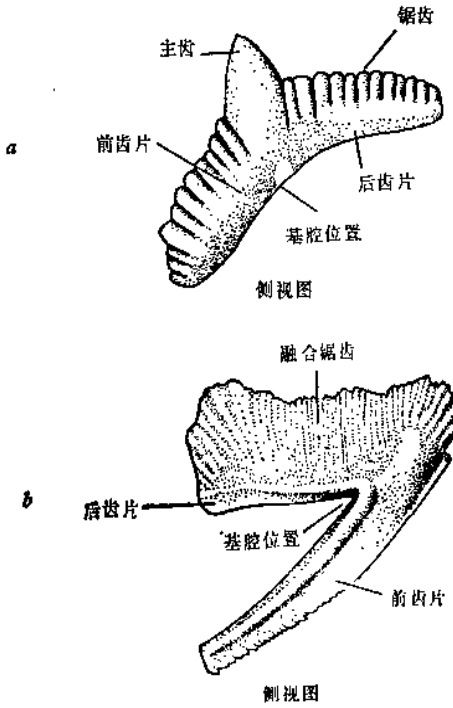
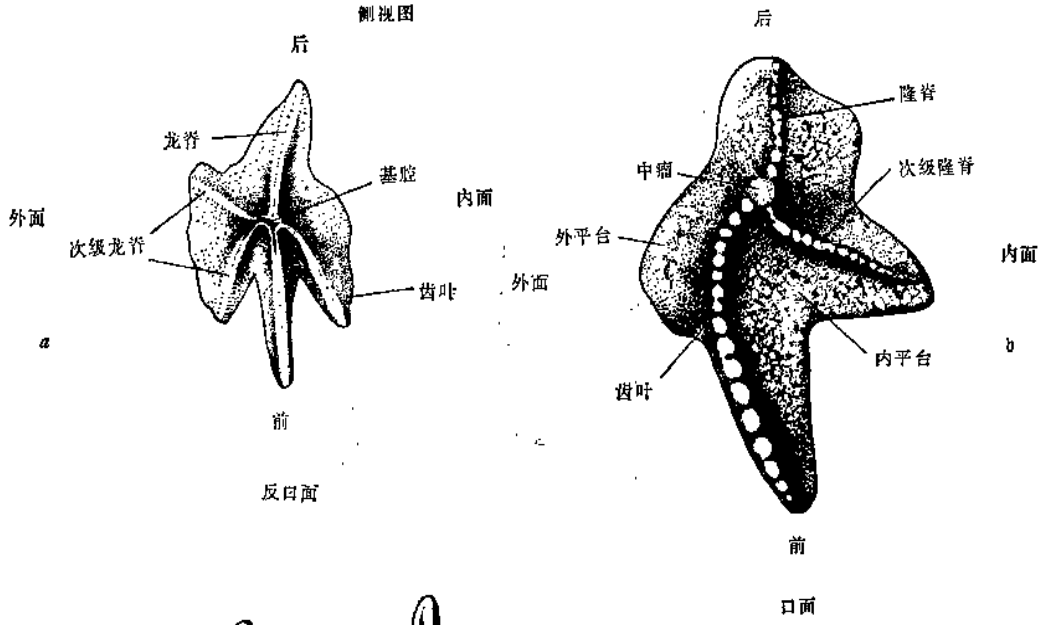


图 20—4 两个齿片状牙形石

a—*Ozarkodina typica* Branson and Mehl;
b—*Dinodus fragosus* (E. R. Branson)



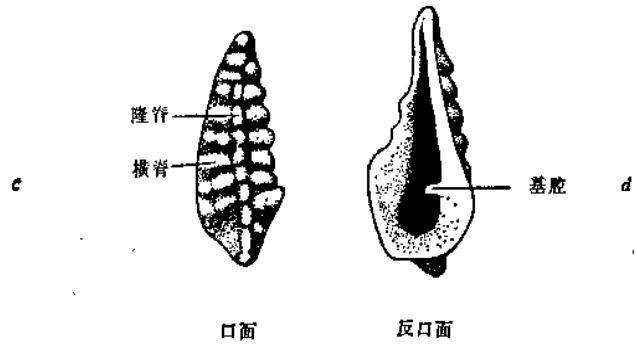


图 20—5 平台型牙形石

a—*Ancyrodella* sp. (Hass, n);
b—*Palmatolepis perlobata* Ulrich and Bassler (Hass, n);
c, d—*Icriodus expansus* Branson and Mehl; c.口面, d.反口面 均放大

纹饰是鉴定平台型牙形石属种的重要依据。

单锥型、复合型、平台型三者之间的关系就形态构造及地史分布的情况看，存在着由单锥型—复合型—平台型的演化趋势。

2．牙形石的定向：由于牙形石的生物分类位置及其在生物体内的功能还不清楚，其真实方位不得而知。但为了描述和对比的需要，人为地按照它在口腔中的位置（因开始发现牙形石时认为它是鱼类的牙齿）来确定其方位，如图 20—6 所示。具锯齿状构造的一面称口面或上面，相反的一面称反口面。牙形石的主齿常常弯曲，其弯曲的凸面称前或前方，而凹面称后或后方。在复合型牙形石中（图 20—3）如果主齿不弯曲，则近基腔的一端为前。主齿不明显的复合牙形石则根据锯齿的高低定向，高的一端为前。平台型牙形石（图 20—5）具齿片的一端为前，平台为后；无齿片时，细窄的一端为前，主齿和基腔位于后方（有的文献将具齿片的一端定为后，平台为前）。主齿或锯齿的两个侧面称侧面或侧方，有内、外侧之分；将牙形石的前后连成中线，凸的一面称外侧，凹的一面称内侧。在平台型牙形石中凸的一侧称外侧或外平台，凹的一侧为内侧或内平台。根据不同的观察方位，在图例上分别称为口面（口视），反口面（反口视），前视，后视，侧视等。

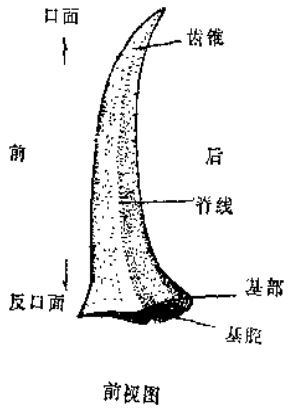


图 20—6 单锥型牙形石定向
Distacodus incurvus (Pander)

三、牙形石群集

在牙形石的研究中，有些人认为一种牙形动物仅具一个单个的牙形石，而另一些人认为一个牙形动物可具几种不同类型的牙形石。后来在美国晚石炭世碳质页岩中发现一个层面上有不同属种的牙形石规律地成对成行排列。它们似乎保留了牙形动物硬体的本来面貌，构成了牙形动物的某种器官，这就叫做自然群集或群集。如采自伊利诺斯州宾夕法尼亚系黑色页岩中的 *Illinella* 由一对 *Gondolella*，二对 *Lonchodina* 和四对 *Lonchodus* 组成，共十四个个体，分别属于三个形态属。但是大多数自然群集包含四个形态属，有的还具有五个形态属。如图 20—7 所示。

群集的发现对于解决牙形石的生物分类位置极为重要，它使人们确信牙形石只是牙形动物器官中的一部分，同一牙形动物体内包含着不同的牙形石属种。按照自然群集建立的分类更接近生物的自然分类，而以分散孤立的牙形石建立的分类，只是人为的形态分类，这种分类在实际使用上方便些，而对研究生物分类及演化毫无意义。

群集标本并不多见，世界上已发现的群集仅限于石炭系黑色页岩。这可能与黑色页岩的形成环境有关，即属静水还原环境，有利于生物体的保存。石灰岩和砂岩一方面多在流动水体中沉积，又缺少顺层面的劈理，所以群集标本不易发现。近年来，有些人将一定量的石灰岩标本用酸处理，然后根据成对（右、左型）的牙形石属种的各种比例关系，再适当考虑牙形石本身的特点（如颜色、大小、锯齿结构、基腔发育情况、表面装饰、内部微细构造等），各属种在不同地区的地层分布和组合关系来推测牙形石群集。这种群集只是

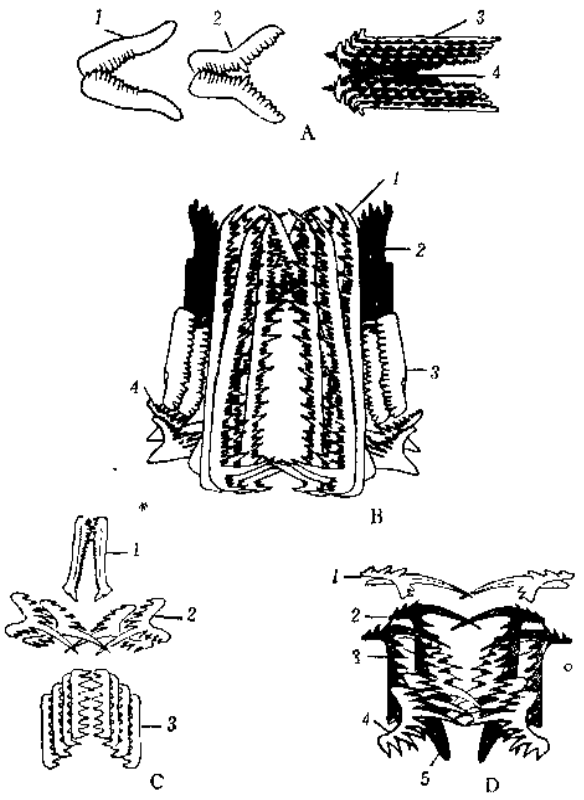


图 20—7　牙形石群集

A—*Scottognathus*; 1—*Idiognathodus* or *streptognathodus*; 2—*Ozarkodina*; 3—*Hindeodella*, 4—*Synprioniodina*; B—*Lochriea*; 1—*Hindeodella*; 2—*Prioniodina*; 3—*Spathognathodus*; 4—*Neoprioniodus*; C—*Illinella*; 1—*Gondolella*; 2—*Lonchodina*; 3—*Lonchodus*; D—*Duboisella*; 1—*Hibbardella*; 2—*Ligonodina*; 3—*Metalonchodina*; 4—*Lonchodina*; 5—*Neoprioniodus*

人为的，不能定为完整的自然群集，但有助于对牙形石自然群集和牙形石器官的了解。

四、牙形石的生物分类位置

关于牙形石的归属问题，争论之激烈，超过任何其它化石门类，至今仍未解决。现代生物中找不到任何一种具有牙形石的类别，因此就不能采用将今论古的方法来解决牙形石的生物分类位置问题。

过去许多研究者曾把牙形石分别隶属于亲缘关系甚远的不同类别，如把它当作蠕虫动物的颚器，软体动物门腹足纲的齿舌，节肢动物门的过滤附肢，脊椎动物亚门鱼纲的牙齿等……，甚至还有人认为是藻类的分泌物，属植物界。但更多的人认为牙形石是某种动物的摄食或钩挂器官。近十年来随着生产的发展，牙形石生物分类位置的研究也取得了新的进展。1969 年梅尔顿和斯科特（Melton and Scott, 1973）在美国蒙大拿州石炭系纳缪尔

阶熊溪灰岩中发现带有牙形石的动物标本，利用X光照射，电子扫描，电子探针等现代技术处理，认为牙形动物属脊索动物门中的一个新的亚门—牙索动物亚门，外形象文昌鱼（图 20—8）。躯体分前、中后三部分。中部有三角肠和铁色盘，在三角肠内发现有牙形石，按其自然群集属于 *Lochriea*。最前方有口，前部有二条平行线，上方为前背神经索，下方为背柱。后方有尾鳍，腹后方有肛孔。

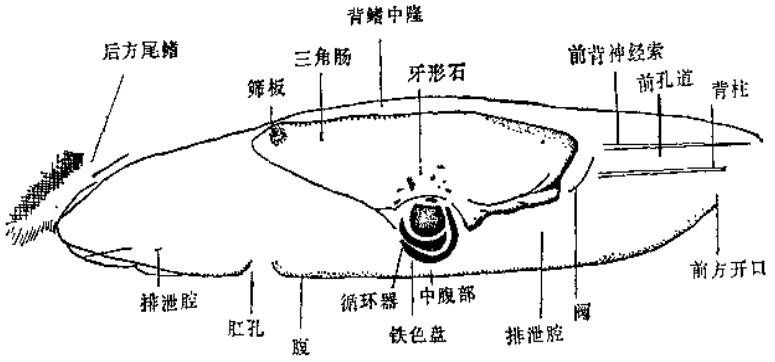


图 20—8 牙形动物躯体的构造名称

梅尔顿和斯科特的发现，无疑对阐明牙形石的分类位置起重要作用，但由于标本太少，未能彻底解决分类问题。例如有人认为所谓蒙大拿牙形动物实际上是某种动物吃进了牙形动物而不是牙形动物本身。尽管这种否定缺乏论据，至今还不能说牙形动物的分类位置已解决了。今后还应该进一步研究。

五、牙形石化石代表

（一）单锥形

Distacodus Hinde, 1879（单锥牙形石）两侧对称，侧方扁平，前后方具尖锐的缘脊；两侧接近中线处各具一脊线，横切面呈棱形（图20—9）。晚寒武世至中志留世。

Drepanodus Pander, 1856（镰牙形

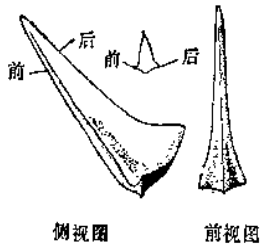


图 20—9 *Distacodus peracutus* Lindström
侧视图，前视图，横切面（中上），×55，O_1

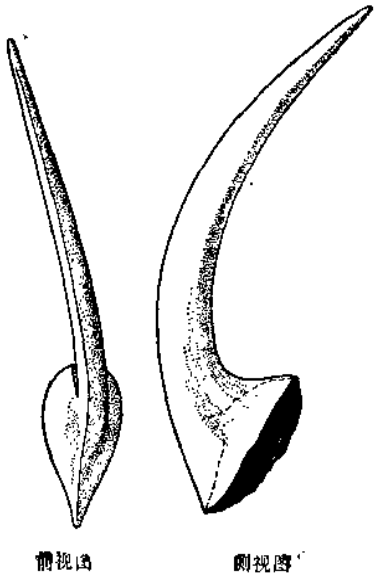


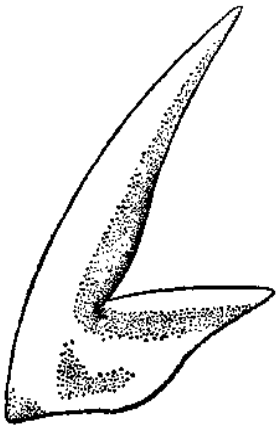
图 20—10 *Drepanodus* cf. *homocurvatus* Lindström
前视图，侧视图，×55，O_2

石）近两侧对称；横切面呈透镜状，前、后边缘尖锐或稍浑圆（图20—10）。早奥陶世至志留纪。

Oistodus Pander, 1856（箭牙形石）齿锥后缘与口缘成一锐角，齿锥的一个或二个侧面常具隆脊。基部强烈地向后膨胀，基腔或大或小（图20—11）。奥陶纪。

（二）复合型

Cordylodus Pander, 1856（肿牙形石）只有一个后突起，主齿和锯齿微弯曲，锯齿呈不规则的变化；基腔一般巨大，形状不一；反口缘直、波状弯曲；前边无锯齿（图20—12）。早奥陶世。



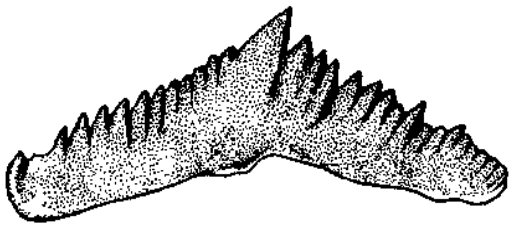
侧视图

图 20—11 *Oistodus lanceolatus* Pander
侧视图，×55，O₁

侧视图

图 20—12 *Cordylodus*
侧视图；华北，×72，O₁

Ozarkodina Branson and Mehl, 1933（奥泽克牙形石）齿片型，主齿大而明显，有前、后两个齿片，在主齿处稍拱。锯齿由齿顶到顶基等宽；前齿片稍高。主齿基部轻微膨胀（图20—13）。中奥陶世至三叠纪。



侧视图

图 20—13 *Ozarkodina denckmanni* Ziegler
侧视图，×50，广西都江组、那高岭组，D₁

Spathognathodus Branson and Mehl, 1941（片颚牙形石）基本上为直的齿片型，口面有一排锯齿而无明显的主齿，前齿片稍高。反口缘弯曲或直，近中部有一短的向侧方膨大的基腔，形成杯状凹陷或脐。有时在侧齿片的口面上有疣齿或锯齿（图20—14）。志留

纪至早石炭世。

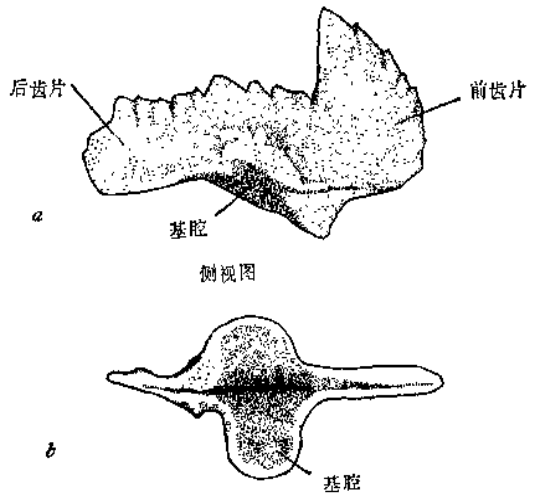


图 20—14 *Spathognathodus exiguus kwangsiensis* Wang and Wang

a—侧视图；b—反口视图；×50，广西都江组石洲段，D_1

(三) 平台型

Polygnathus Hinde, 1879（多颚牙形石）叶片形，两侧近对称。由平台和齿片组成；平台口面的两侧具疣或横脊，反口面有一基腔（图20—15）。早泥盆世至早石炭世。

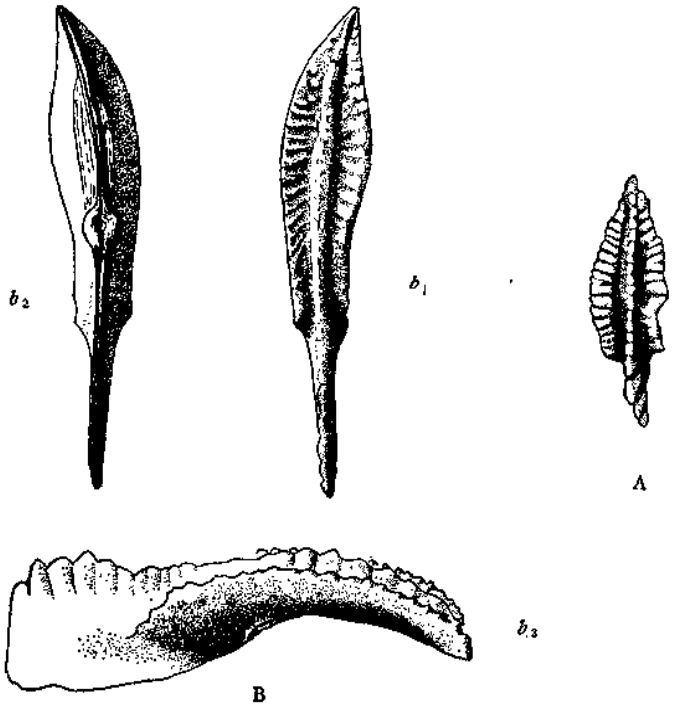


图 20—15 A—*Polygnatus inornata* Branson
口面，×25，C_1
B—*Polygnatus pennata* Hinde
b_1—口面；b_2—反口面；b_3—侧视图，×55，D_3

Icriodus Branson and Mehl, 1938（贝牙形石）纺锤形或水滴形，没有明显的齿片，口面中间具一隆脊，两侧有不规则的疣或短的横脊；反口面的基腔大、深而开阔，位于后端，后部膨大（图20—16）。志留纪至泥盆纪。

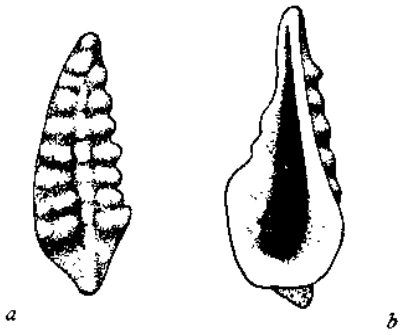


图 20—16 *Icriodus expansus* Branson and Mehl
a—口视图，b—反口视图，×37，D_3

Neogondolella Bender et Stoppel, 1965（新舟牙形石）舟形，两侧不对称，后方有主齿，平台中部有疣或锯齿状隆脊，表面有细到粗的疹点，大多数种的平台连续地绕过主齿的后端而形成突出的边缘。反口面有长的槽状龙脊，并且向后变宽，包围基腔（图20—17）。早至中三叠世。

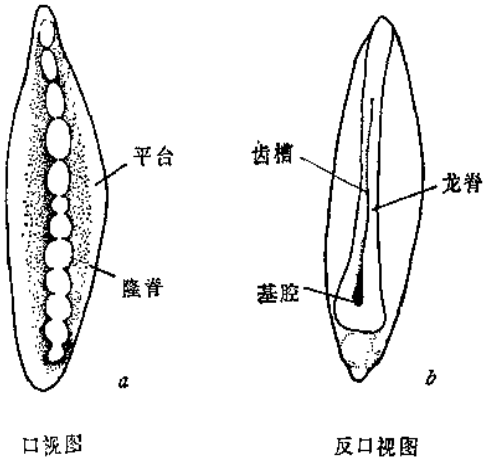


图 20—17 *Neogondolella constricta* Mosher et Clark
a—口视图，b—反口视图，×80，西藏，T_2

第二十一章 遗迹化石
(Ichnofossils)

一、遗迹化石的定义及研究范围

遗迹化石是指地史时期各类生物生活活动证据。包括各种足迹、移迹、潜穴、钻孔、粪化石等。遗迹化石仅限于生物活动成因的各种构造，既不包括由生物本身所变成的实体化石，也不包括由物理的及化学的等自然营力所造成的沉积构造，如交错层、波痕、雨痕、泥裂等。

近年来由于大量遗迹化石的鉴定、描述、研究方法的改进和成果的总结，特别是现代生物痕迹的研究，使遗迹化石学获得很大的发展。遗迹化石不仅是地球上生物活动的证据，同时也是沉积环境的指示标志，因此这种研究对于古生物学、地层学、沉积岩石学和古生态学都有重要的意义。

专门研究地球上生物遗迹的学科称为生物遗迹学（Ichnology），包括现代生物遗迹学（Neoichnology）和古生物遗迹学（Paleoichnology）。

二、遗迹化石的分类和命名

遗迹化石和实体化石一样，也可按照国际动物命名法，采用二名法命名。对保存完美、具有清晰形态特征的标本得给予正式属、种名称。有人建议（Seilacher 1953，Häntzschel 1962,）将遗迹化石的拉丁文属名字尾加上-ichnus（来自希腊文“ichnos”“轨迹”的意思）以区别于实体化石，但这个建议并未得到普遍的采纳。

遗迹生物的实体化石很少和它所形成的遗迹化石共同保存。例如德国上侏罗统佐尔恩霍芬灰岩中的鲎（*Limulus*）和它的爬行痕迹保存在一起只是稀有的例子。大多数情况下二者并不保存在一起，因此许多遗迹化石只能按形态特征加以描述，它们和遗迹动物的化石并没有直接联系。要确定造迹的生物，只能根据它们和现代遗迹的相似性加以类比。或者根据遗迹化石的特征进行分析和推断。据此建立的遗迹化石属、种和其它分类单位，不像实体化石那样，能够反映系统演化上的亲缘关系。

遗迹化石既是古代生物活动的痕迹，就必然能够反映这些生物生活时期的某些习性，例如足迹、移迹和爬痕等，反映动物运动方式，甚至可以说明动物器官的特征；各种潜穴、钻孔和虫管反映动物保护自己所采取的措施以及居住和觅食的方式；从粪便化石可以推测动物消化和排泄器官的特点以及消化、排泄作用进行的方式；从蛋化石可以了解动物的生殖方式；还有一些遗迹化石能够反映动物的捕食方式甚至创伤和病变等情况。塞拉赫（Seilacher,1953）根据遗迹化石对生态习性的反映将其划分为以下五大类别（图 21—1）。

（一）栖息痕（Cubichnia） 是动物休息或停止运动或待机捕食时留印在沉积层表面

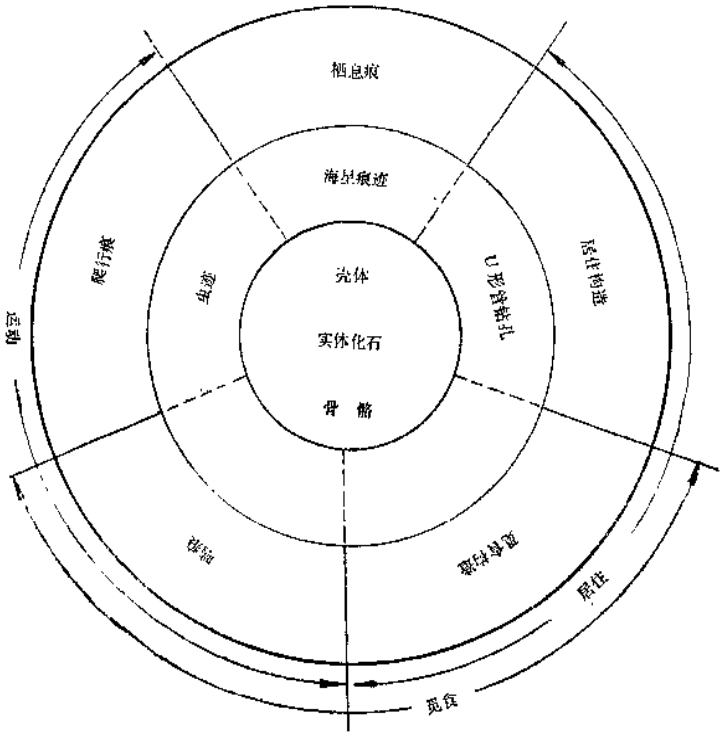


图 21—1　根据生态习性对遗迹化石的分类
(Seilacher, 1953)

的印痕。往往是动物腹侧印下的凹槽形印痕（图21—2）。

（二）爬行痕（Repichnia）　是动物沿沉积物表面运动时留下的足迹、移迹、行迹，为单或多行的连续沟槽，往往有方向性，直线形或曲线形，光滑或带纹饰（图21—2）。

（三）表层啮痕（Pascichnia）　是食淤泥的动物在沉积物表层有规律地游动觅食时留下的痕迹，经常成蛇曲形、螺旋形、网格形等有规律的曲线，凹槽或凸起（图21—2）。

（四）觅食构造（Fodinichnia）　海底底栖生物为了摄取沉积物中的有机质为食或为捕食所形成的临时性的觅食兼居住的构造，往往表现为沉积层内部各种形状的潜穴（图21—2）。

（五）居住构造（Domichnia）　半固着的底栖动物为了觅食水中悬浮的微生物而在沉积层内部构筑的各种永久居住所的痕迹。经常形成简单或复杂的潜穴、钻孔、或分支的潜穴系统。

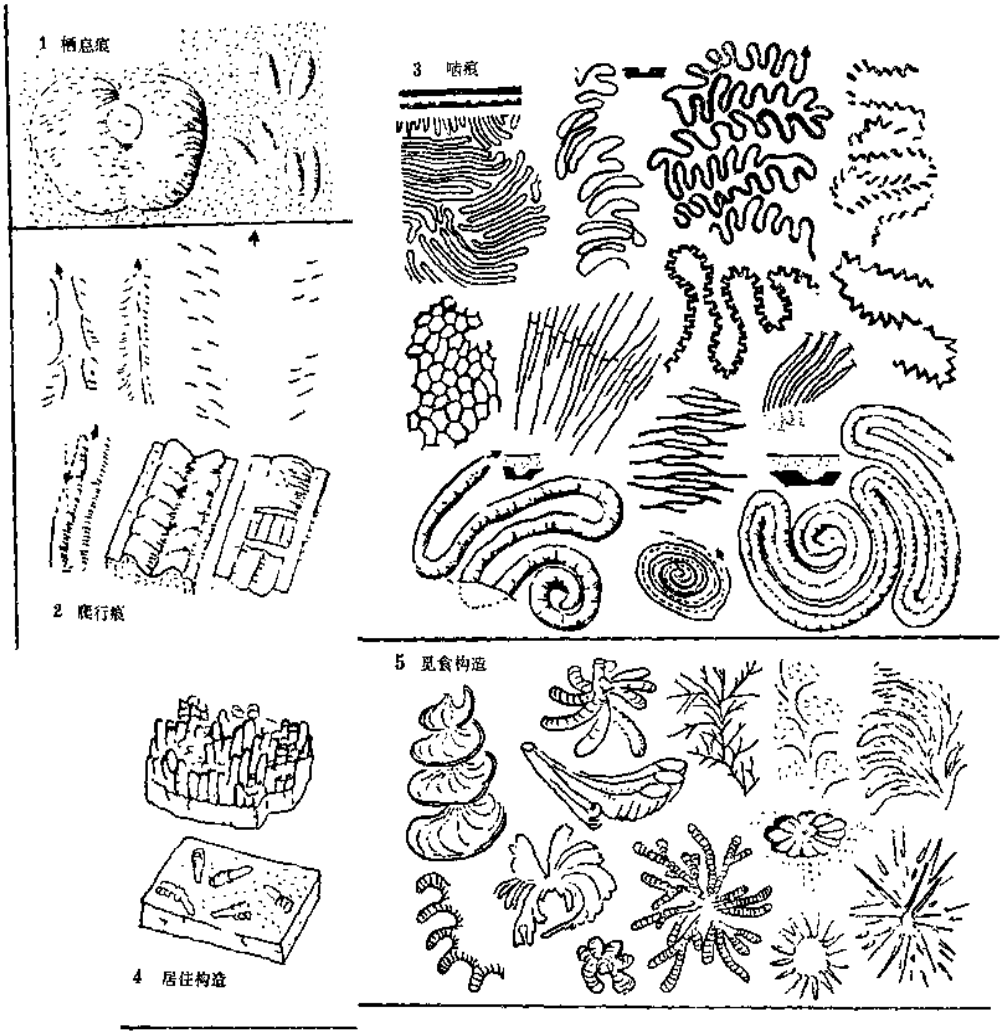


图 21—2 按各种生态习性分类的遗迹化石

1—栖息痕；2—爬行痕；3—啮痕；4—居住构造；5—觅食构造

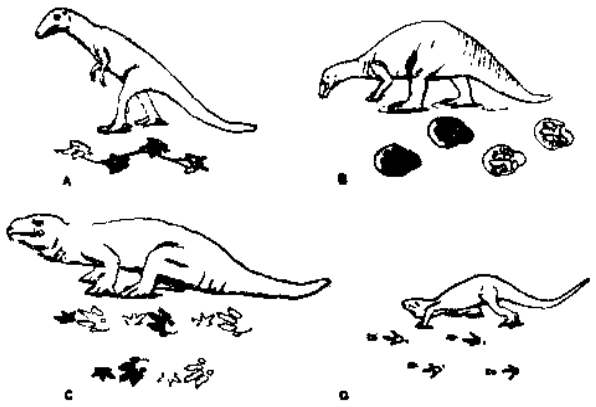


图 21—3 几种三叠纪恐龙足迹复原图

A—*Hyphepus ferdi*, B—*Otozoum moodii*, C—*Cheirotheroides pilulatus*, D—*Ammopus marshi*

三、遗迹化石举例

（一）运动中形成的遗迹

1．足迹（Tracks）动物留印在松软沉积物表面的脚印，多为脊椎动物两足或四足交替运动所形成的痕迹。如果足迹断续排列成行且有方向性，称行迹（Trackway），如许多中生代爬行动物或新生代鸟类的足迹等（图21—3）。

2．移迹（Trails）动物蠕动爬行时以其身体的一部分或节肢、疣足等与沉积层面相接触所形成的连续的沟槽印痕，或光滑或带有各种纹饰。例如蠕形动物，软体动物等形成的移迹。

（二）居住或觅食形成的遗迹构造

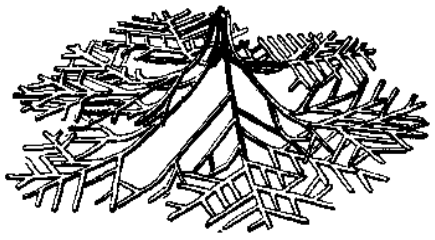


图 21—4 潜穴系统Chondrites的复原图

1．潜穴（Burrows）动物在尚未全固结的沉积物内部，为了居住或觅食造成的洞穴、孔道，可以是简单的直管、斜管或U形管，也可能是复杂分支的潜穴系统。有些生物的潜穴内壁是用粘液和碎砂、碎壳抹成的衬里（Burrow lining）（图21—4）。

2．钻孔（Boring）指动物在坚硬的基底上或其它生物硬壳上用机械或化学方法所钻的孔道，用以捕食、居住或寄生。例如海绵动物、蠕形动物、腹足动物、双壳类分别有一部分营钻孔生活，微体菌藻类也有一些营钻孔生活（图21—5）。当海滨生物钻孔活动强烈时岩层中可能形成生物侵蚀作用（Bioerosion）（图21—6）。

3．管穴构造 为了居住和觅食，有些动物分泌钙质或几丁质管穴并固着在基底其它动物外壳上，随着身体的增长，常将已经嫌小的管穴放弃，另造较大的新管穴，这种现象在现代蠕虫动物中较为普遍，见第十一章蠕虫动物的活动遗迹（图11—3）。

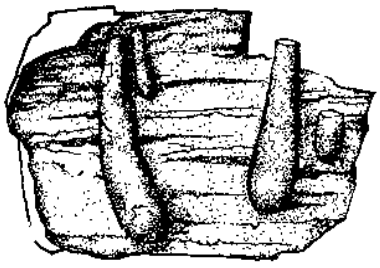


图 21—5 *Zirfaea*钻孔的铸型
×1/2

图 21—6 中石炭统石灰岩表面的双壳类钻孔

（三）捕食遗迹（Traces of predation）

捕食关系是两种生物之间的对抗关系，其结果是食肉一方吃掉另一方，从而获得营养以维持生命，这是动物进化关系中相当普遍的现象。但在化石中却很少留下痕迹，其原因主要是成功的捕食在多数情况下并不留下任何痕迹。只有那些不成功的捕食活动才能留下捕食的遗迹，因为带着创伤逃掉的被捕捉者可以保存成为化石。另外从动物胃部未消化的残余物及粪化石，可以分析和推测动物捕食的对象。

1．创伤　被捕捉的动物在逃走以后，其愈合可保存为化石，例如中生代地层中所保存的被咬伤的菊石壳或软体动物介壳(图21—7)。

图 21—7 三种不同程度被咬伤的腹足动物
Buccinum undutum

2．胃残余物（*Gastric residues*）胃残余物是食肉动物胃内不能消化的被捕食者的残体，多数是头盖骨、牙齿、脊椎骨或软体动物的碎壳。许多脊椎动物或食肉鸟类有吐出残留物反刍的习性。例如猫头鹰的窠穴周围就经常堆积着胃残留物，可以形成化石。胃残留物是尚未排出体外的早期粪化石。

3．粪化石及粪粒化石　粪化石（*Coprolites*）是指脊椎动物的成形排泄物（图21—8）。可以根据其所含的未消化残余确定捕食动物的食性。许多粪化石具有一定的形态特征（如旋纹等）。粪粒化石（*Fecal pellets*）是指无脊椎动物的微小排泄物，它们应当有相当广泛的分布，但因其微小而特征不清楚，往往不够注意。作为石灰岩沉积构造研究的“粒状”、“鲕状”有些可能和粪粒成因有关。粪粒化石有的分节或成片，有的呈纺锤形和椭圆形（图21—8，21—9）。

（四）生殖作用的遗迹化石

中生代恐龙蛋化石在我国大量发现，有些排列成窝（图21—10）。新生代鸵鸟蛋化石在我国也有发现。

其它，在古生物文献中还有因寄生引起的变态骨骼化石；节肢动物因身体增长而定期所留下的空壳化石；有的动物新陈代谢而脱落的羽毛，牙齿等等，也有人归入遗迹化石。一般在习惯上不当作遗迹化石。

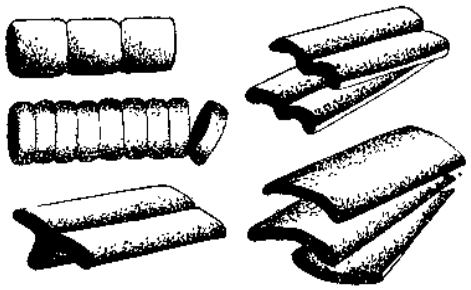


图 21—8　现代海洋中保存的双壳动物粪粒
左排自上而下依次为*Cardium*、*Veneruptus*、*Pecten*、
右排自上而下为*Ostrea*、*Mytilus*的粪粒片模式

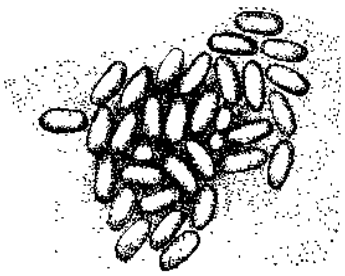


图 21—9　粪粒*Heteromastus*
×20

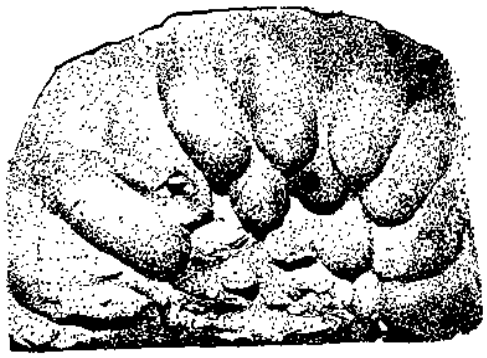


图 21—10　广东南雄晚白垩世恐龙蛋化石，分三个层次排列

四、遗迹化石的保存特点

遗迹化石在地层中保存有以下几个特点：

1．遗迹化石都属原地保存，很少被水流搬运，无论是保存在沉积物的表面（如足迹、移迹）或内部（如潜穴或钻孔）都会随着沉积物的成岩作用而固结在原地，水流波浪的作用只能导至其侵蚀和破坏，不起搬运作用。这个特点很重要，因为埋藏保存在一起的遗迹化石群代表着原地生活的生物群落，它们所反映的沉积环境就是它们原来的生活环境，因此是可靠的指相化石群。我们称这些遗迹化石组合为遗迹群落（Ichnocoenoses），它还是一个生物群落中生活活动的证据。

2．同类生物在不同的环境中由于表现出不同的习性，可以形成几种不同的遗迹化石。例如三叶虫，停止的状态形成栖息痕迹，乃是三叶形虫栖息时的腹侧印痕（Rusophycus）。后来继续爬行形成爬行移迹（Diplichnius），这种移迹为两排平行的V字形爬痕（图 21—11）。

有时不同门类的生物由于共同适应相似的环境条件，形成相似的痕迹构造。例如在海滨潮汐带为了适应汹涌的波浪袭击，许多门类（节肢动物甲壳类，软体动物双壳纲和蠕虫动物等）的生物都在泥砂沉积中掘穴生活，可以留下相似的活动遗迹，使我们得以从这些遗迹化石判断它们生态习性的相似性和对共同生活环境的适应性。

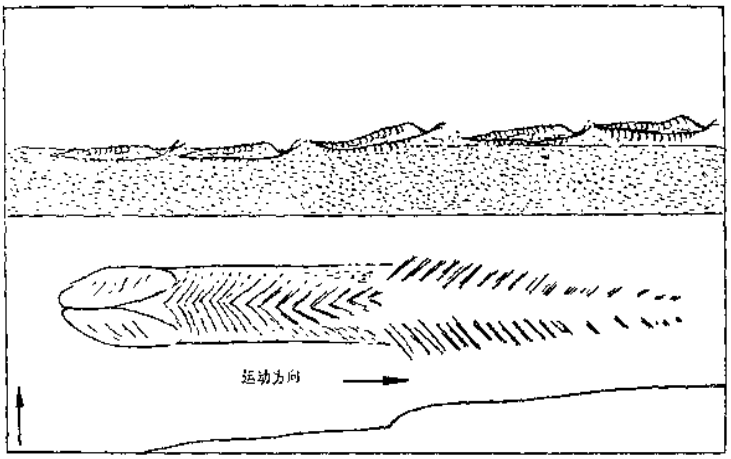


图 21—11　三叶虫遗迹的过渡变化
（从栖息遗迹（Ruscophycus）过渡到爬行的Diplichnus遗迹）

3．遗迹化石往往出现在那些很少实体化石或完全没有实体化石的地层中。特别是前寒武纪后期的浅变质岩中，常常保存许多缺乏硬体的生物的软体印痕。在许多化石很少的古生代砂岩及中新生代复理石、磨拉石建造中都保存了较多的遗迹化石。这种特点，使遗迹化石不仅具备了划分和对比地层的重要意义，还为研究生物的进化发展提供了重要的依据。

五、遗迹化石研究的地质学意义

1．在古生物学方面的意义　前面讲过，绝大多数的实体化石是由具硬体的生物留下的，只在稀有的特殊环境下，才能保存动物的软体部分。据海洋生物学资料统计，现代海洋生物中只有60％左右具硬体，30％到40％为没有硬体的裸露生物。因此可以断定古代环境中许多只有软体的生物没有保存下来形成实体化石。然而这些只有软体的生物可以形成印痕，和具硬体的生物一样留下它们生活活动的遗迹。因此遗迹化石的研究可以填补实体化石研究的空白，为更全面地了解各时代的古生物总貌增添新的宝贵的资料。

对于寒武系底界上下及前寒武纪后期遗迹化石的研究，对解决后生动物的进化速度和亲缘关系等问题具有重要意义。

2．研究地层学方面的意义　前面曾经提到遗迹化石具有重要的指相意义，其生物地层学意义则不如实体化石。但由于遗迹化石往往发现于实体化石缺乏的地层中，因此对于这些地层的划分和对比也可以作为重要的依据。

遗迹化石层在较小区域内也可以成为划分对比地层的标志层，因为它们常以显明的构造特征和周围上下的地层相区别。

也有些遗迹化石经过实践的检验证明是大区域划分对比地层的标准化石。例如三叶虫的遗迹化石*Cruziana*（二叶迹）一属中的有些种，其形状、大小和纹饰各有不同，层位稳定，分布甚广，有的甚至广布世界各地（西欧、北非、东亚）可以作为划分早古生代地层的根据（图21—12）。

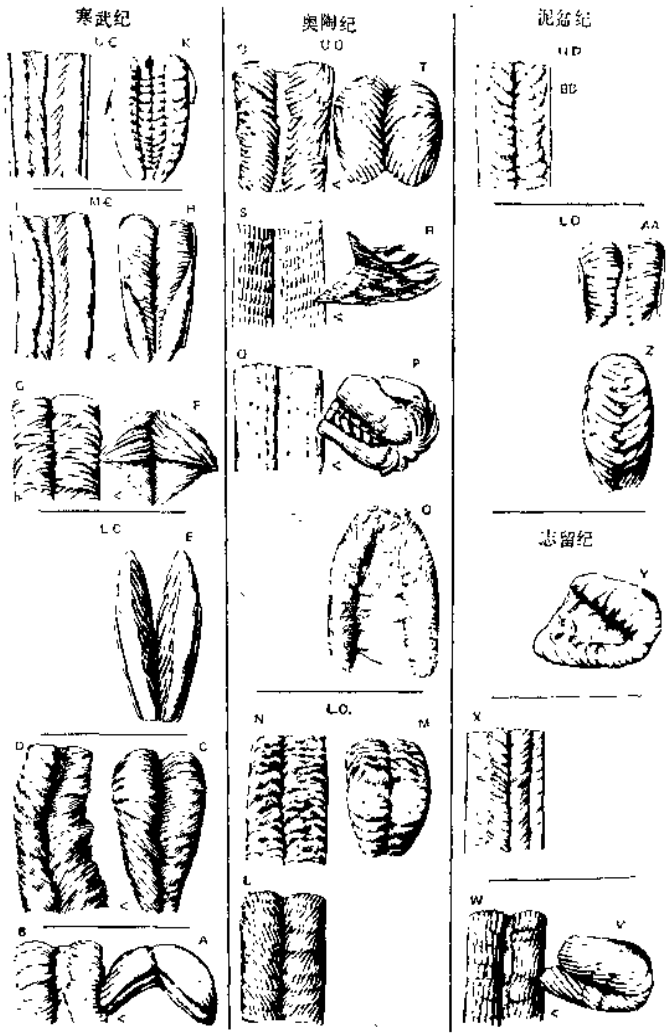


图 21—12　分布在欧洲、北非和东南亚各地早古生代砂岩层的三叶虫痕迹化石*Cruziana*（二叶迹）

A—E（下寒武统）；F—I（中寒武统）；J—K（上寒武统）；L—N（下奥陶统）；O—U（上奥陶统）；V—Y（志留纪）；Z—BB（泥盆纪）

3．遗迹化石的古生态学和岩相学意义　正如前面所述，遗迹化石具有原地形成和指相化石的意义，因此能够利用它们来说明古环境的沉积条件。每个原地埋藏的化石群（包括它们形成的遗迹化石群）都代表一种具体环境，都有其特有的深度、含盐度、温度、水流强度等等环境因素，因此通过总结地层中的遗迹化石组合，可以说明古沉积环境或古地理条件。例如人们经过实践认识到以沉积物中有机质为食的动物沿海底觅食造成的表层啮痕，以及各种蛇曲形，螺旋形的移迹可能是深水槽型遗迹化石(图21—13)。陆缘海环境的遗迹化石群以各种栖息痕迹为主，潮汐地带滨海区痕迹化石以各种简单潜穴为主。

赛拉赫（1976）总结了大量的遗迹化石组合，认为从陆地向深海区的遗迹化石组合，按照水的深度变化可以划分为六个遗迹化石相，每种相都是以该相中最常见的遗迹化石命名（图21—13）。

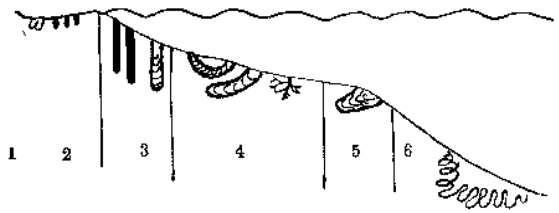


图 21—13 遗迹化石组合的深度分带（Seilacher，1967）
1—Scoyenia相；2—Scolithos相；3—Glossifungites相；
4—Cruziana相；5—Zoophycus相；6—Nereites相

（1）Scoyenia相 潮间带以上的非海相。多为红层，往往是岩性单一的厚层，含有脊椎动物的足迹印痕，节肢动物的爬行遗迹等。

（2）Scolithos相 滨海地区潮间带。由于盐分和温度日夜不断变化，水底泥砂经常被波浪和潮汐作用冲刷和移动，沉积和侵蚀作用迅速，所以生活在这个地带的动物多数以保护自己藏身为主要目的。它们掘穴居住为主，而潜穴生物多数具有简单垂直的管或U形管，居住在管内以悬浮在水流中的微生物和有机质为食物。其中的遗迹生物有甲壳动物、软体动物、蠕虫动物和腕足动物舌形贝等。

（3）Glossifungites相 滨海区岩石海岸侵蚀地形，多为古代地层中的古海岸线侵蚀面、悬崖等。经过长期侵蚀作用，在光滑坚硬的石质海底上形成各种动物的钻孔或洞穴，由于强烈的波浪和潮汐作用的侵袭，除去一些紧贴在岩石上固着生活的硬壳运物（如牡蛎）以外，只有在岩石上钻孔居住的动物遗留下钻孔及洞穴。

（4）Cruziana相 滨海区以下稍深的浅海区。大致相当陆棚（大陆架）位置附近。这个地区的海水盐分正常，温度随季节而变化。海水中氧的含量丰富，水流除有风暴以外，基本上稳定。因此居住在这个区域的生物以底栖动物为主，种类较多。可以形成各种栖息遗迹及爬行觅食遗迹，许多潜穴动物造成倾斜或近水平的觅食管孔或半埋在底部泥砂中的“摄食坑”。这个遗迹相多在陆缘浅海的地台区发现。

（5）Zoophycus相 陆棚（大陆架）向次深海的过渡地区和古盆地的斜坡部分。海水含氧量稍低，间有浊流沉积发生，水流及波浪影响较小，在这些较深水的沉积物表层，含有丰富的有机质。这里生活的动物以蠕虫类为主，它们从一个地点开始沿沉积层表面觅食，以吞食底层淤泥中吸取营养，因此这个相区以沿层面啮痕为主。

（6）Nerites相 次深海和深海区，具有远洋和浊流沉积物。这里海水中含氧量很低或缺氧，生物稀少。它们在生活中主要不是保护作用，而是在淤泥的表层寻找大量的食物，或以降落在海底的腐败尸体为食物。因此沿层面如何有效的“采掘”周围的有机质形成各种表层啮痕，其中多数是蠕虫类，软体动物，节肢动物及某些深水居住的棘皮动物（如海参）形成复杂的网状，螺旋状爬行痕迹兼觅食痕迹。Nerites相多在深海槽区发现。

以上六个遗迹化石相的建立是遗迹化石组合研究工作的一大进展，说明从形态描述到地质环境分析应用，遗迹化石和其他古生物化石同样具有重要的价值。这种遗迹化石组合和深度的判断相互联系是有一定科学根据的。从浅水环境下的简单的直形潜穴管逐渐转变为深水的倾斜或接近水平的复杂潜穴；从浅水的栖息痕到深水的表层啮痕，反映着生物的食性、居住条件的变化，从浅水动荡环境以悬浮微生物为食，逐渐变为较深的静水区以食

沉积物为主。值得说明的是：自从以上六个遗迹相建立以来，经过多年来广大地区遗迹化石的发现和研究，证明赛拉赫的上述遗迹相划分基本上是合理的。但是关于Zoophycus相的深度，有些著作已经证明并非限于次深海，Zoophycus属也可以在浅海环境中大量发现（盖格尔1966）。另外美国的张伯伦（Chamberlain 1971）主张在Zoophycus相和Nerites相之间建立一个Chondrites相。*Chondrites*这个属在前面曾经介绍过（参阅图21—4）。它是一种复杂分支的潜穴系统，生物居住在潜穴中从固定的垂直向下到一定程度之后，沿富含有机质的层面向四面八方伸出有规律的分枝潜穴。

除去上面介绍的遗迹化石深度分带以外，还有不少遗迹化石可以帮助确定古地理沉积环境，例如中新生代开始发育的潜穴居住的甲壳动物美人虾（*Callianassa*）又称玉虾，现代和古代都是在滨海上部潮间带造成潜穴居住。它们的潜穴遗迹可以指示海岸线的位置，从而勾画古地理海陆轮廓。还有些遗迹化石能够指示淡水，半咸水和正常海的沉积。

主要参考书目

1. 杨遵仪、郝诒纯、陈国达：1957 古生物学教程，地质出版社，北京

2. 陈旭等：1961 古生物学，人民教育出版社，北京

3. 北京地质学院古生物教研室：1961 古生物学教程 中国工业出版社，北京

4. 北京地质学院古生物教研室：1964 古植物学附孢粉分析 中国工业出版社

5. D. M. Raup and S. M. Stanley (劳普，斯坦利)：1971 Principles of Paleontology (古生物学原理)，武汉地质学院古生物教研室译 1978，地质出版社

6. 方宗熙：1973 生物的进化，科学出版社，北京

7. 吴汝康：1976 人类的起源和发展，科学出版社

8. 江静波等：1965 无脊椎动物学，高等教育出版社，北京

9. 武汉大学、南京大学、北京师大合编：1978 普通动物学，人民教育出版社

10. 科尔伯特，E. H.：1969 脊椎动物的进化 周明镇等译 1976，地质出版社

11. 盖格尔，P. Φ. 著：1956 古生态学研究指南 胡长康译 地质出版社

12. 盖格尔，P. Φ. 著：1959 古生态学概论 王立文、蒋福新译 地质出版社

13. 中国科学院南京地质古生物，北京植物所《中国古生代植物》编写小组：1974 中国古生代植物 科学出版社

14. 中国科学院北京植物研究所，南京地质古生物所：1978 中国新生代植物 科学出版社

15. 斯行健、李星学等编著：1963 中国中生代植物 科学出版社

16. 塔赫他间著 (匡可任等译)：1963 高等植物 I 科学出版社

17. 福斯特A. S.，吉福德E. M. 著 (李正理译)：1963 维管植物 比较形态学 科学出版社

18. 藤冈一男编：1978 新版古生物学 (四) 日本朝仓书店

19. 德永重元、大森昌卫：1973 植物化石 东京 筑地书馆

20. A. H. 克里什托弗维奇著 (姚兆奇、张志诚等译)：1957 古植物学 中国工业出版社

21. 李星学、蔡重阳：1977 中国西南地区早泥盆世工蒙化石 古生物学报16卷第1期

22. 周志炎、曹正尧：1977 中国东部白垩纪8种新松柏类化石及其分类位置和演化关系 古生物学报16卷第2期

23. 史密斯，G. M. 著 (朱浩然译)：1962 隐花植物学 (上册) 科学出版社

24. 小久保清治：1955 浮游硅藻类

25. 山东海洋学院：1961 海藻学，农业出版社

26. Е. Л. 札克林斯卡娅 (林澈等译)：1964 孢子花粉分析概论 中国工业出版社

27. 中国科学院西藏科考队：1975 珠穆朗玛峰地区科学考察报告 (1966—1968) 古生物 第一分册 科学出版社

28. 中国科学院西藏科考队：1976 珠穆朗玛峰地区科学考察报告 (1966—1968) 古生物 第二分册 科学出版社

29. 中国科学院南京地质古生物所：1974 西南地区地层古生物手册 科学出版社

30. 杨遵仪、徐桂荣：1966 贵州中部中上三叠统腕足类 中国工业出版社

31. 盛金章编著：1962 中国的鳞类 科学出版社

32. 俞昌民等编著：1963 中国的珊瑚化石 科学出版社

33. 杨敬之，胡兆珣编著：1962 中国的苔藓虫 科学出版社

34. 王钰、金玉玕、方大卫编著：1964 中国的腕足类化石，上、下册，科学出版社

35. 中国科学院南京古生物所《中国瓣鳃类化石》编写小组编著：1976 中国的瓣鳃类化石 科学出版社

36. 余汶等编著：1963 中国的腹足类化石 科学出版社

37. 赵金科等编著：1965 中国的头足类化石 科学出版社

38. 侯佑堂、陈德琼编著：1962 中国的介形虫 科学出版社

39. 卢衍豪等编著，1965 中国的三叶虫 科学出版社

40. 张文堂等著，1976 中国的叶肢介化石 科学出版社

41. 穆恩之、陈旭编著，1962 中国的笔石 科学出版社

42. Ager, 1963 Principles of Paleoecology. London

43. Bassler, R. S., 1953 Bryozoa «Treatise on Invertebrate Paleontology» Part G

44. Bernal, J. D., 1968 The Origin of Life, The world publ. co. Ohio

45. Cox, L. R. et al., 1969 Treatise on Invertebrate Paleonotology. Part N. Mollusca 6, Bivalvia. Inc. Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press

46. Cushman, J.A., 1955 Foraminifera, Their classfication and economic use, Cambridge, mass, Harvard Univ. Press

47. Frey, R. W., 1975 The study of Trace Fossis, New York

48. Lindström, M., 1964 Conodonts

49. Loeblich, A. R. et Tappan H., 1974 Recent advances in the classificatton of the Foraminifera, Foraminifera Vol. 1

50. Moore, R. C. et al., 1952 Invertebrate Fossils, M'cGrow—Hill Book company

51. Miller, S. L., 1957 The Formation of Primitive compounds in the primitive earth, in medern ideas on spontaneous generation. Ann. N. Y. Acad. Soc. Vol. 69(2)

52. Moore, R. C. (Edit.), 1964 Treatise on Invertebrate Paleontology, Part C, Protista 2. Geol. soc. Amer. & Univ. Kansas Press.

53. Moore, R. C. (Edit.), 1955 Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E, Archaeocyatha and Porifera

54. Moore, R. C. (Edit), 1956 Treatise on Invertebrate Paleonology Part F, Coelenterata

55. Moore, R. C. (Edit.), 1965 Treatise on Invertebrate Paleontology Part H, Brachiopoda

56. Moore, R. C. and Teichert, C, (Edit.), 1960 Treatise on Invertebrate Paleontology. Part I, J, Mollusca 1, 2. Gastropoda

57. Moore, R. C. (Edit.), 1957 Treatise on Invertebrate Paleontology Part L, Mollusca 4, Paleozoic Ammonoidea

58. Moore, R. C. (Edit.), 1964 Treatise on Invertebrate Paleontology Part K, Mollusca 3

59. Moore, R. C. (Edit.), 1959 Treatise on Invertebrate Paleontology Part O, Arthropoda 1

60. Moore, R. C. (Edit.), 1969 Treatise on Invertebrate on Paleontology Part R, Arthropoda 4

61. Moore, R. C. (Edit.), 1955 Treatise on Invertebrate on Paleontology Part V, Graptolithina

62. Robert, H. T. and Richard, A. S., 1969 Aspect of Palynology.

63. Romer, A. S., 1966 Vertebrate Paleontology Univ. Chicago Press

64. Tasch, Paul, 1973 Paleobiology of the Invertebrates, data retrieval form the fossil record, New York, Wiley.

65. Астрова, Г. Г. И Др., 1960 «Основы Палеонтологии» Мшанки изд. Акад. наук СССР.

66. Эберзин, А. Г. (Ред.), 1960 «Основы Палеонтологии» Том. 3

67. Пчелинцев, В. Ф. и Коробков, И. А., 1960 Моллюски-брюхоногие «Основы Палеонтологии» Том. 4

68. Раузер-Черноусова, Д. Н., Фурсенко А. В., 1959 Простейшие. «Основы Палеонтологии» Том. 1

69. Руженцев, В. Е. (Ответ.), 1962 Моллюски-Головоногие 1 «Основы Палеонтологии» Том. 5

70. Сошкина, Е. Д., Добролюбова, Т. А., Кабаковин, Н. В., 1962 Подкласс Tetracoralla, «Основы Палеонтологии» Том. 2

71. Соколов, Б. С., 1955 Табуляты Палеозоя Европейской чаети СССР, Тр. ВНИГРИ

нов. сер. вып. 58.

72. Сарычева, Т. Г. (ред.); 1960 «Основы Палеонтологии—брахиоподы» Изд. Акад. Наук СССР

73. Чернышева, Н. Е. (Ред.); 1960 Трилобитообразные и ракообразные. «Основы Палеонтологии» Том. 8

74. Bourcau, E. 1964; Traite' de Palebotanique, Tom. II—III Paris